

DIE STRAHLUNGSOEKOLOGISCHE BEDEUTUNG VON EPIDERMISAUFLAGEN

von Benno M. Eller

Habilitationsschrift zur Erlangung der venia legendi der
Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

(Separatabdruck aus: Flora 168, 146-192, 1979)



Die strahlungsökologische Bedeutung von Epidermisauflagen¹⁾

B. M. ELLER

Institut für Pflanzenbiologie, Universität Zürich, Zürich, Schweiz

The Significance of Layers Superimposed to the Epidermis for Leaf Ecology and Leaf Radiation Budget

Summary

The definition of superimposed layers is given and the ecological significance of their main types such as hairs, wax bloom, and dust covers is summarised. The influence of such layers on the spectral properties of leaves is analyzed and compared using published and new data. Comparisons are made for the visible (400 to 750 nm) and the near infrared (750 to 1350 nm) wave lengths. Weighted means of the spectral properties for a given distribution of spectral intensity of the global radiation are calculated.

Epidermal hairs and wax bloom reduce the amount of absorbed global radiation mainly as the result of a much increased reflectivity in the visible wave range. For the near infrared region of the spectrum only little influence of hairs or wax bloom on the spectral properties of leaves is determinable. The lowered absorption of energy by leaves covered with hairs or wax bloom reduced heat input to the leaves and therefore a smaller rise of the leaf temperature above the air temperature is observed. The light reflected by the hairs or the wax bloom contributes to a better illumination of leaves in the shade of others. This diffuse reflected light may increase photosynthesis at least if the photosynthetic apparatus is not light saturated without this stray light.

Dust layers, mainly if they are of a dark colour increase markedly the absorption of global radiation by the combination leaf-dust compared with a clean leaf. The major part of this increase occurs for the infrared radiation. A higher energy input to the leaf from the absorbed additional global radiation and a raised leaf temperature are the result.

Der Begriff der Epidermisauflage

Die anatomische Grundstruktur des Spermatophytenblattes ist dadurch gekennzeichnet, daß eine äußere, zusammenhängende Lage von Zellen, die Epidermis, ein vielschichtiges, entsprechend seinen spezifischen Funktionen differenziertes Mesophyll umfaßt (KAUSSMANN 1963). Morphologisch-topologisch ist die Epidermis das Abschlußgewebe der Pflanze gegenüber der anorganischen Umwelt und gegenüber anderen Organismen. Physiologisch gesehen ist ihre Funktion in erster Linie ein Schutz der umschlossenen Gewebe gegen übermäßigen Wasserverlust. Daneben kann sie weitere Funktionen, wie beispielsweise Speicherung, Lichtstreuung oder Abrasionsschutz erfüllen (LINSBAUER 1930).

1) Herrn Professor Dr. OTTO STOCKER zum 90. Geburtstag gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

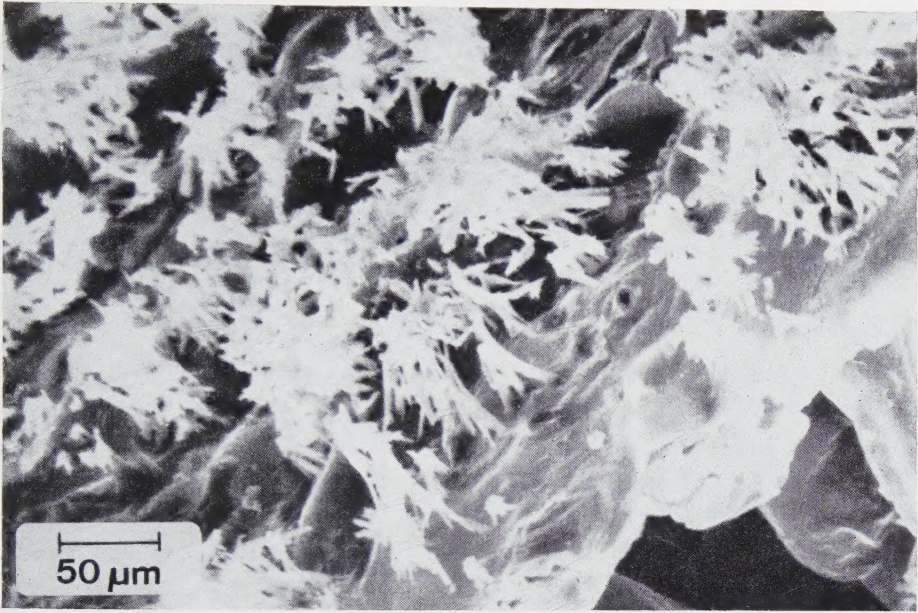


Abb. 1. Wachsausblühungen auf der oberen Epidermis eines Blattes von *Kalanchoe crenata* (Andrews) Haw. bei Anzucht der Pflanze unter hoher Luftfeuchte (Foto D. METZGER).

Bei den Spermatophytenblättern wird von der Epidermis nach außen die Cuticula gebildet. Sie ist lamellenförmig ausgebildet und besteht vorwiegend aus dem Polymer Cutin. Daneben enthält sie meist größere Mengen tanninähnlicher Stoffe sowie Wachse (MARTIN und JUNIPER 1970). Die eigentliche Cuticularmembran kann in ihrer physiologischen Funktion nur zusammen mit der Epidermis betrachtet werden. Die Epidermiszellen bilden zusammen mit der aufliegenden Cuticularmembran eine ökophysiologische Funktionseinheit. Bei sehr vielen Arten werden durch die Epidermis über die Cuticularmembran hinaus größere Mengen von Wachsen ausgeschieden (SCHIEFERSTEIN und LOOMIS 1959). Dies führt meist zur Bildung einer sogenannten Wachsbüte aus kristallinen Wachsstrukturen verschiedenster geometrischer Formen (MARTIN und JUNIPER 1970), die sich deutlich von der Cuticularmembran abheben und oft die Blattfläche nur locker bedecken (Abb. 1). In Einzelfällen erreichen solche Wachsausblühungen Schichtdicken bis zu 5 mm (MARTIN und JUNIPER 1970).

Ein wesentliches Merkmal dieser kristallinen Wachsausblühungen liegt darin, daß sie, im Gegensatz zu einer auf der Cuticula aufliegenden amorphen Wachsschicht, leicht durch mechanische Einwirkungen (Wind, Niederschläge) entfernt werden. Die physiologische Funktion der Epidermis plus Cuticularmembran wird dadurch nicht beeinträchtigt. Die Funktion der Wachsbüte kann deshalb von der der Epidermis plus Cuticularmembran getrennt betrachtet werden. Eine solche mehr oder weniger lose auf der durchgehenden Cuticula der Epidermis aufliegende Wachsbüte kann als Epidermisauflage bezeichnet werden.

Epidermisauflagen sind Strukturen eigener oder fremder, biologischer oder anorganischer Herkunft, deren Funktion von der der Epidermis plus Cuticularmembran hinreichend klar getrennt betrachtet werden kann und die nicht einen notwendigen Bestandteil für die Funktion der Epidermis als Abschluß der pflanzlichen Gewebe gegenüber der Umwelt bilden.

Ausgehend von dieser Definition können bei Landpflanzen folgende Gruppen von Epidermisauflagen unterschieden werden:

- a) Epidermisauflagen durch die Epidermis selbst gebildet
 - a₁) Wachsausbühlungen
 - a₂) Blattbehaarung
- b) Epidermisauflagen aus Staubimmissionen (vorwiegend anorganischer Herkunft)
- c) Epidermisauflagen gebildet durch andere Organismen (vorwiegend als epiphytischer Bewuchs oder durch parasitären Befall).

a₁) Wachsausbühlungen

Von einer in den ökophysiologischen Funktionen von denen der Epidermis separierbaren Epidermisauflage kann gesprochen werden, sobald die Wachsausscheidungen über die Cuticularmembran nicht mehr nur eine durchgehende, homogene Schicht bilden, sondern kristalline Überstrukturen formen. Die Art und Mächtigkeit kann dabei von Species zu Species sowie, was die Mächtigkeit betrifft, auch innerhalb einer Art je nach Blattalter und mikroklimatischen Umgebungsbedingungen variieren (LINSBAUER 1930; MARTIN und JUNIPER 1970). Auch ist die kristalline Struktur auf der abaxialen und der adaxialen Seite der Blätter nicht zwangsläufig gleich ausgebildet (LINSBAUER 1930; MARTIN und JUNIPER 1970; ELLER und WILLI 1977a).

a₂) Blattbehaarung

Blatthaare oder Trichome sind über die Außenfläche der Epidermis hervortretende Auswüchse, welche von den Zellen der Epidermis entspringen und aus derselben entstehen (NETOLITZKY 1932). Die Blatthaare sind also morphologisch-topologisch Bestandteil der Epidermis und wie diese von einer Cuticularmembran bedeckt (LINSBAUER 1930). Physiologisch haben sie aber eine Funktion, die, sofern die Haare nicht ein-, sondern mehrzellig sind, nicht zwangsläufig der der Epidermis entspricht. In diesem Fall ist lediglich die in der Epidermis sitzende Basalzelle Mitträger der Funktion der Epidermis als Abschlußgewebe des Pflanzenkörpers zur Umwelt.

Als Epidermisauflage im Sinne der formulierten Definition kann aber der Teil der Haare bezeichnet werden, welcher beispielsweise durch Abreißen oder Abrasieren entfernt werden kann, ohne daß die in der Epidermis sitzende Basalzelle beschädigt wird. Die Funktion der Epidermis wird in diesem Falle nicht beeinträchtigt. Unerheblich ist dabei, ob die Mikroökologie des Blattes beeinflußt wird. Trichome, die entweder nach erfolgter Ausdifferenzierung bis auf die Basalzelle austrocknen und als trockene

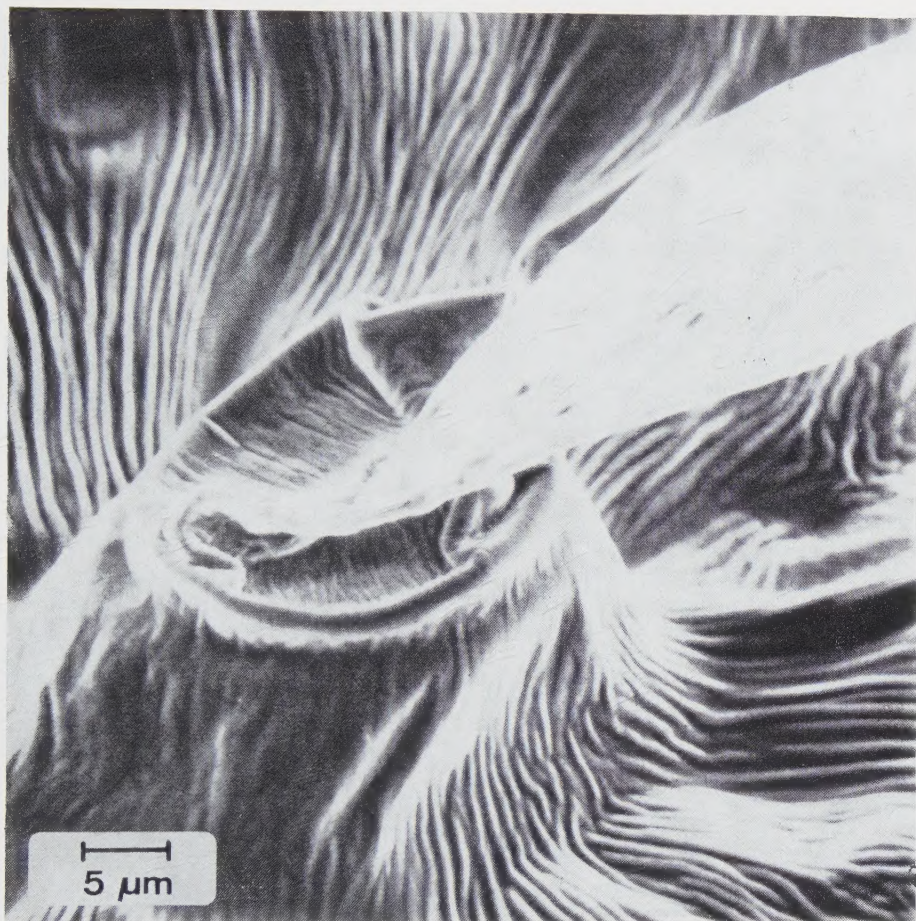


Abb. 2. Basalzelle mit anhängendem eingetrocknetem Epidermishaar auf der Unterseite eines Blattes von *Tussilago farfara* L.

Haarstruktur mit der lebenden Basalzelle verbunden bleiben oder durch mechanische Einflüsse bei alten Blättern verlorengehen oder solche, deren Basis die Fähigkeit hat, einen lokalen Abschluß gegen die Außenwelt im Falle eines gewaltsamen Haarverlustes zu bilden, können als Epidermisauflagen bezeichnet werden. Trichome dieser Art besitzen oft vorgebildete Bruchstellen und sind weit verbreitet (KELLER 1890; NETOLITZKY 1932).

Die Abb. 2 zeigt die Trichombasalzelle mit der eingetrockneten anschließenden Haarzelle eines Epidermishaares auf der Unterseite eines adulten Blattes von Huflattich (*Tussilago farfara* L.). Die teilweise noch turgeszenten Trichome auf der Oberseite eines jungen Huflattichblattes in Abb. 3 illustrieren, wie diese eine funktionell von der Epidermis separierbare Auflage bilden.

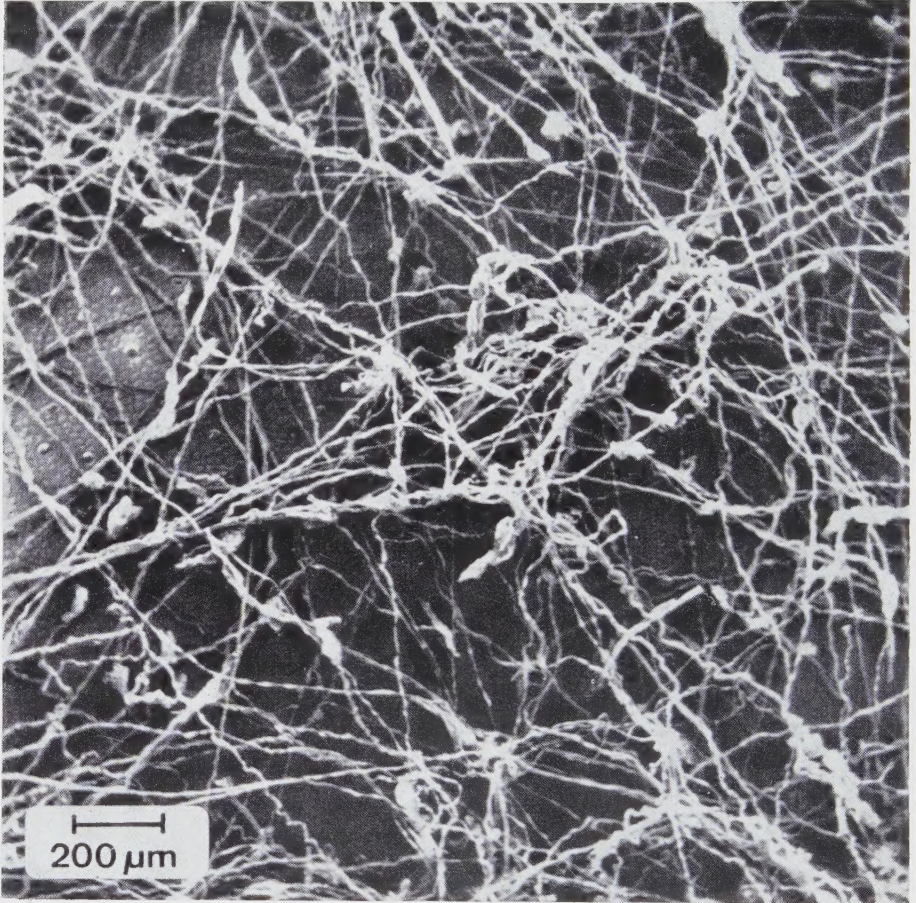


Abb. 3. Trichome auf der Oberseite eines jungen Blattes von *Tussilago farfara* L.

b) Staubimmissionen

Sieht man von der Möglichkeit ab, die leicht abwischbaren Wachsausblühungen oder vom Blatt ausgeschiedene Salzkrusten als endogene biologische Stäube zu bezeichnen, sind staubförmige Epidermisauflagen immer eine Folge von Immissionen. Diese können biogen (z. B. Pollen, Sporen), geogen (z. B. äolische Staubverfrachtungen), oder anthropogen (z. B. Industriestäube, Flugasche) sein, wobei die Gruppe der anthropogenen Staubimmissionen heute die anderen in Häufigkeit und Intensität übertreffen. Sie haben auch eine besondere Bedeutung bei der Analyse von Umweltschäden an der Vegetation (DAESSLER 1976). Die Abb. 4 zeigt den Fall einer durch Straßenstaubimmissionen gebildeten Epidermisauflage auf der Blattoberseite eines an einer innerstädtischen Durchgangsstraße wachsenden Strauches von *Rhododendron catawbiense* Michx.

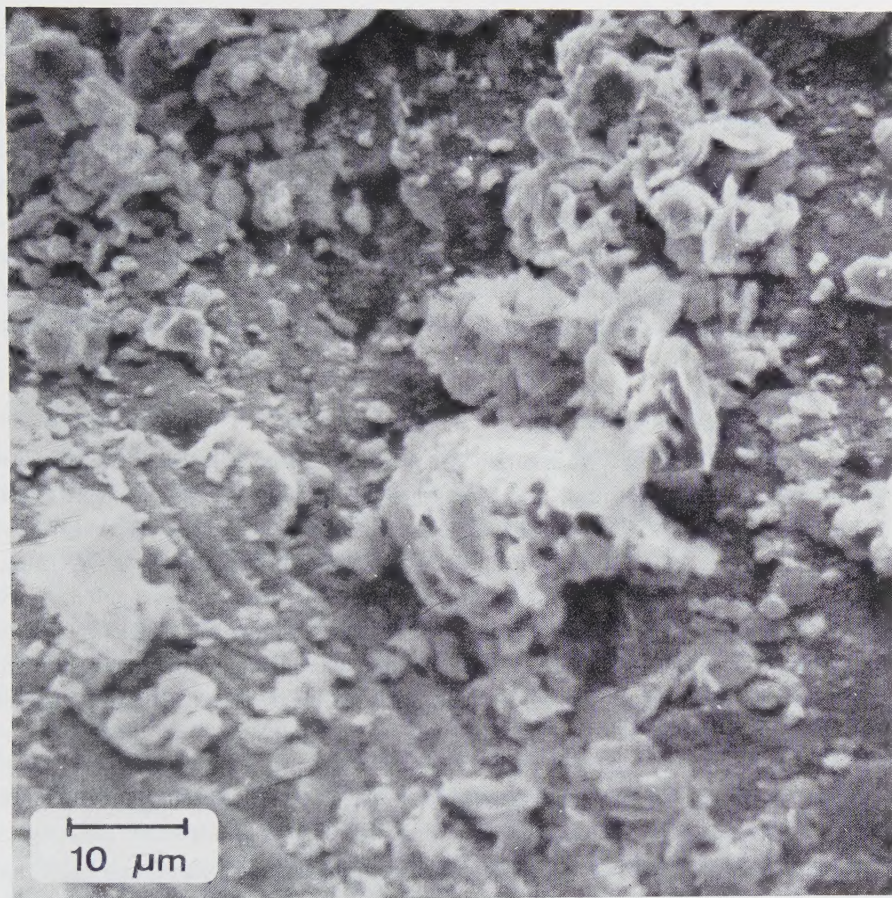


Abb. 4. Straßenstaubbelag auf der oberen Epidermis eines Blattes von *Rhododendron catawbiense* Michx.

c) Andere Organismen

Mikroepiphytischer Bewuchs und parasitäre Zell- und Mycelstrukturen können Epidermisauflagen bilden. Ebenfalls möglich sind Auflagen tierischen Ursprungs wie beispielsweise Eier, Gespinste oder Honigtau. Auf die Analyse solcher Epidermisauflagen soll aber im Rahmen dieser Arbeit verzichtet werden.

Übersicht über die ökophysiologische Bedeutung von Epidermisauflagen

Epidermisauflagen und biologische Umwelt

Die Schutzwirkung der Cuticularwachse gegen den Befall der Blätter durch Mikroorganismen ist bekannt und wird in einem ausführlichen Rahmen von MARTIN und JUNIPER (1970) dargestellt. Nicht allein die chemische Zusammensetzung der Blatt-

wachse, sondern auch welches Ausmaß die Wachsblüte annimmt ist wichtig, wie HEATHER (1967, 1967a) zeigt. Die Ablagerung von windbürtigen Sporen kann durch die Wachsblüte begünstigt werden. Andererseits wird durch die Wachsausscheidungen die für die Sporenkeimung notwendige Benetzung der Blätter reduziert. Die Bedeutung der Epidermishaare als Schutz gegen tierische Schädlinge ist umstritten (JOHNSON 1975). Eine eindeutige Schutzwirkung dürfte nur bei toxisch wirkenden Drüsenhaaren vorliegen. Ähnlich wie bei der Wachsblüte können auch Epidermishaare als Sporenfänger wirken (GREGORY 1971). Staubimmissionen können, falls sie toxisch wirkende Komponenten enthalten, einerseits den Befall durch Mikroorganismen hemmen, andererseits aber auch durch eine Schwächung der Resistenz des Blattes diesen fördern.

Epidermisauflagen und Stoffwechsel

Die Wachsblüte und die Epidermishaare stehen direkt mit dem Sekundärstoffwechsel des Blattes in Beziehung und sind als Exkrete beziehungsweise Exkretionsorgane von Bedeutung (LINSBAUER 1930; NETOLITZKY 1932; FREI-WYSSLING 1935; MARTIN und JUNIPER 1970). Bei Staubimmissionen ist eine schädigende Wirkung auf den Stoffwechsel vorhanden, wenn der Staubbelaag gasförmige oder gelöste toxisch wirkende Substanzen über die Epidermis oder den Gasaustauschweg in das Blatt abgibt (DAESSLER 1976). Sind die Immissionen nicht löslich oder sind ihre gasförmigen oder gelösten Produkte nicht toxisch, so ist keine direkte Beeinflussung des Stoffwechsels zu erwarten.

Epidermisauflagen und Strömungsgrenzschicht zwischen Umgebungsluft und Blatt-epidermis

Die Blattwachse schützen die Pflanze vor übermäßigem Wasserverlust (LINSBAUER 1930; SLATYER 1967; KOZLOWSKY 1968; MARTIN und JUNIPER 1970). Dabei ist die Wachsablagerung innerhalb der Zellulose-Pectin-Lamelle der Cuticula wichtiger als eine noch so mächtige Wachsblüte (SCHIEFERSTEIN und LOOMIS 1959). Die Wachsblüte erzeugt eine dickere Strömungsgrenzschicht und verängert die Diffusionswege für den Wasserdampf und CO_2 . Verglichen mit den Diffusionswiderständen des Stomakanals und des Mesophylls fallen aber auch stark vergrößerte Diffusionswiderstände der Strömungsgrenzschicht kaum ins Gewicht (GAASTRA 1959). Ähnlich wie die Wachsblüte wirken Epidermishaare. Wird die Behaarung sehr dicht und bildet sie eine dicke Epidermisauflage, so bildet sich innerhalb der Behaarung eine strömungstote Grenzschicht. Dabei wird nicht nur die diffuse Gaswechselrate, sondern auch der konvektive Wärmeaustausch reduziert. Bei locker stehenden Haaren kann jedoch die Wärmeabgabe gegenüber haarlosen Blättern vergrößert sein (WOLPERT 1962).

Auch wenn die Epidermisbehaarung die Wasserabgabe über die Cuticula oder die Stomata einschränkt, liegt der Gesamtwasserverlust nicht zwangsläufig tiefer als bei unbehaarten Blättern. Lebende Haare mit ihrer normalerweise nur dünnen Cuticula können größere Wassermengen an die Umgebung verlieren. So beobachteten SAYRE (1920) und COOPER (1922) bei Arten mit dichter Epidermisbehaarung höhere Tran-

spirationsraten als bei vergleichbaren Arten ohne Behaarung. Sowohl SAYRE (1920) als auch WUENSCHER (1970) beobachteten jedoch ein zusätzliches Ansteigen der Transpirationsraten bei behaarten Arten nachdem die Epidermishaare entfernt wurden. JOHNSON (1975) kommt in seiner Übersicht über die ökologische Bedeutung der Epidermishaare zum Schluß, daß die bisher vorliegenden Resultate noch kein endgültiges Urteil über die Wirkung von Blattbehaarungen auf die Transpiration zulassen.

Eine für die Transpirationsrate ins Gewicht fallende Vergrößerung der Grenzschichtdicke durch Staubauflage ist nicht anzunehmen. Dazu sind sie, selbst in Extremfällen, zu wenig mächtig. Auf Grund ihres mineralischen Charakters und demzufolge guter Wärmeleitfähigkeit kann aber eine verbesserte konvektive Wärmeabgabe nicht ausgeschlossen werden.

Epidermisauflage und Strahlungsbilanz

Die Gesamtenergiebilanz des Blattes wird durch die Strahlungsbilanz dominiert (RASCHKE 1956; GATES 1962; GATES und PAPIAN 1971; ELLER 1971). In Energiebilanzbetrachtungen kann die Strahlungsbilanz für die Globalstrahlung mit Wellenlängen bis 3000 nm von der langwelligen, thermischen Strahlungsbilanz getrennt betrachtet werden.

Begünstigt wird diese Betrachtungsweise durch die in diesen Wellenlängenbereichen unterschiedlichen spektralen Eigenschaften der Blätter. Im langwelligen Infrarot über 3000 nm ist der Absorptionsgrad der Blätter mit Werten zwischen 0.8 und 1.0 generell hoch und annähernd konstant (GATES und TANTRAPORN 1952; WONG und BLEVIN 1967). Die von diesen Autoren untersuchten wenigen Arten mit Haaren lassen keine endgültigen Schlüsse über die Bedeutung der Blattbehaarung für die Absorption der Strahlung über 3000 nm Wellenlänge zu. GATES und TANTRAPORN (1952) fanden beispielsweise bei *Verbascum thapsus* L. bereits für das behaarte Blatt eine Absorption von 100 %, während WONG und BLEVIN (1967) bei einer Hybride von *Gazania*, nachdem die Haare entfernt wurden, noch eine geringfügige Vergrößerung des Absorptionsgrades feststellten. Über Blätter mit Wachsblüte oder Staubauflagen liegen keine entsprechenden Ergebnisse vor.

Im Gegensatz zum langwelligen Strahlungsbereich über 3000 nm variieren die spektralen Eigenschaften der Blätter im Bereich der Globalstrahlung mit Wellenlängen bis 3000 nm je nach Art, Alter, sowie Pigment- und Wassergehalt erheblich. Ebenfalls groß ist der Einfluß von Epidermisauflagen auf die absorbierte Globalstrahlungsenergie und damit auf die Gesamtenergiebilanz und die Blattertemperatur. Eine ausführliche Behandlung der damit im Zusammenhang stehenden Probleme erfolgt nachstehend.

Spektrale Eigenschaften von Blättern und Absorption der Globalstrahlung

Die extraterrestrische Sonnenstrahlung umfaßt den Wellenlängenbereich von 220 bis 6500 nm und hat eine Gesamtenergie von 139 mW cm^{-2} (Solarkonstante). Die Intensität der außerhalb dieser Wellenlängen einfallenden Strahlung beträgt weniger

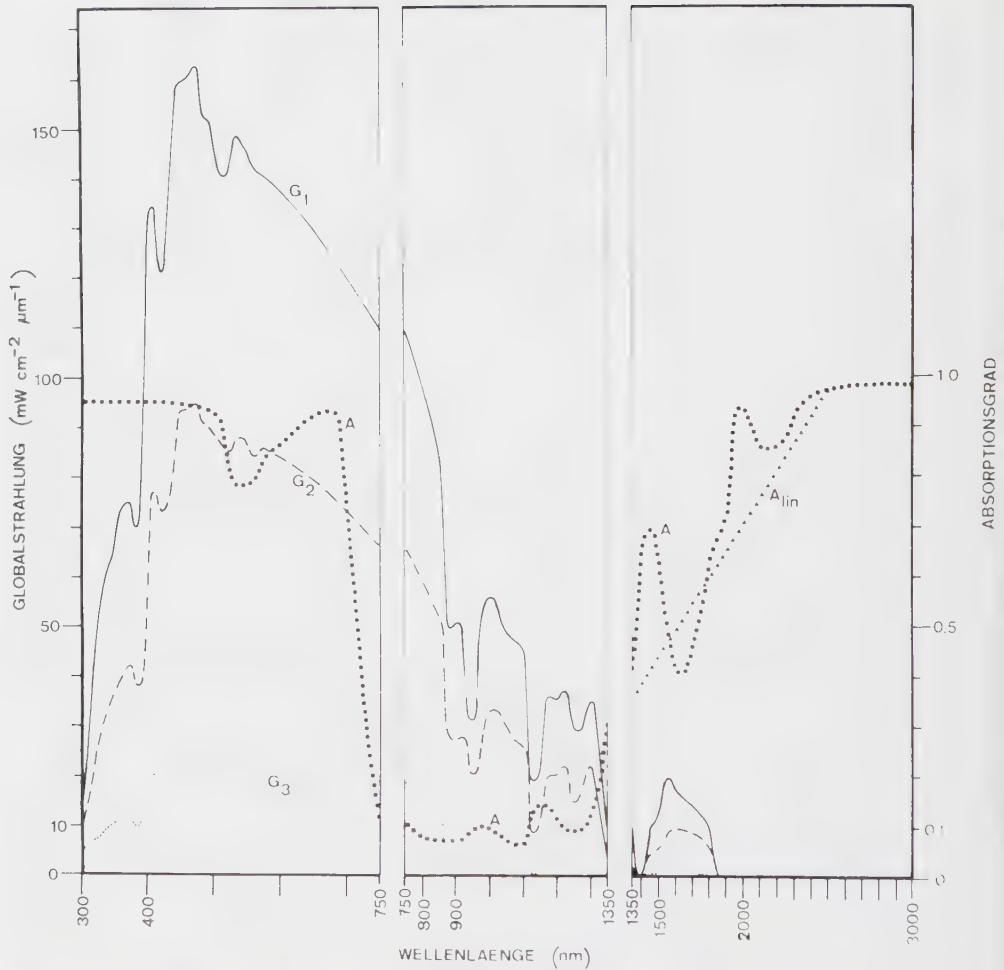


Abb. 5. Spektrale Verteilung der Globalstrahlungsintensität für verschiedene Luftmassen m ($G_1: m = 1$; $G_2: m = 1,5$; $G_3: m = 4$) und Absorptionsgrad A für Blätter von *Nerium oleander* L. A_{lin} = linearisierter Absorptionsgrad für Wellenlängen zwischen 1350 und 2500 nm (modifiziert nach GATES 1966 und GATES et al. 1965).

als 1 % des Intensitätsmaximums (NICOLET 1951; SCHULZE 1970). Beim Durchlaufen der Atmosphäre wird diese direkte Sonnenstrahlung durch Absorption und Streuung auf $83,8 \text{ mW cm}^{-2}$ (Sonne im Zenit) abgeschwächt (GATES 1966). Strahlungsanteile über 2500 nm Wellenlänge werden praktisch von der Atmosphäre vollständig absorbiert. Reflexionen und Streuungen in der Lufthülle erzeugen die diffuse Himmelsstrahlung. Sie bildet zusammen mit der direkten Sonnenstrahlung die für die Vegetation wirksame Globalstrahlung. Für eine horizontale Empfängerfläche auf Meereshöhe beträgt diese bei einem Sonnenstand im Zenit nach GATES (1966) $89,8 \text{ mW cm}^{-2}$.

Je nach Wasserdampf- und Aerosolgehalt der Lufthülle und den Anteilen der nur in geringen Mengen in der Atmosphäre auftretenden Gase wie O_3 oder CO_2 ist ihr Wert noch etwas kleiner. Bei aktuellen Sonnenhöhen unter 90° ist die Globalstrahlungsenergie entsprechend reduziert. Für einen Zenitwinkel von $48,5^\circ$ (Luftmasse $m \approx 1,5$) beträgt sie $53,0 \text{ mW cm}^{-2}$ (GATES 1966) und bei einer Luftmasse $m = 4$ (Zenitwinkel $75,5^\circ$) nur noch $13,0 \text{ mW cm}^{-2}$.

Soll die von den Blättern absorbierte Globalstrahlungsenergie ermittelt werden, so müssen die spektrale Verteilung der Intensität der Globalstrahlung und die spektralen Absorptionsgrade des Blattes bekannt sein. In den meisten Fällen, insbesondere bei Energiebilanzbetrachtungen allgemeiner Natur, kann jedoch eine spektrale Verteilung der Strahlungsintensität nach MOON (1940) oder GATES (1966) gewählt werden. Für die im Rahmen dieser Arbeit ausgeführten Berechnungen wurde sie nach G_2 in Abb. 5 gewählt. Ihre Gesamtenergie beträgt $53,53 \text{ mW cm}^{-2}$ ($= 100\%$). Die Anteile in den Wellenlängenbereichen sind: Ultraviolett (300–400 nm) $3,18 \text{ mW cm}^{-2}$ (6%), sichtbare Strahlung (400–750 nm) $28,55 \text{ mW cm}^{-2}$ (54,5%), nahes Infrarot (750–1350 nm) $17,58 \text{ mW cm}^{-2}$ (33,5%) und längerwelliges Infrarot (1350 bis 3000 nm) $3,22 \text{ mW cm}^{-2}$ (6%).

Der prinzipielle Verlauf der spektralen Eigenschaften von Blättern ist aus eingehenden Untersuchungen von SHULL (1929); SEYBOLD (1932; 1933, 1933a, 1933b); SAUBERER (1937, 1948); RABIDEAU et al. (1946); BILLINGS und MORRIS (1951); GATES und TANTRAPORN (1952); MOSS und LOOMIS (1952); BARTH (1957); KLESHNIN und SHULGIN (1959); SHULGIN et al. (1960, 1960a); BIRKEBAK und BIRKEBAK (1964); GATES et al. (1965); PEARMAN (1966); WONG und BLEVIN (1967); SINCLAIR und THOMAS (1970); CAMERON (1970); WOLLEY (1971); ELLER (1975); ELLER und WILLI (1977a, 1977b); BRUNNER und ELLER (1977) und PALMER (1977) für verschiedene Blatttypen bekannt. Die Abb. 5 zeigt den spektralen Verlauf des Absorptionsgrades von *Nerium oleander* L. nach GATES et al. (1965) als typisches Beispiel. Die Absorption im Ultraviolett bis zu einer Wellenlänge von 400 nm ist nach SHULGIN et al. (1960) annähernd konstant und gleich hoch wie für Wellenlängen bis etwa 450 nm. Im Sichtbaren (400 bis 750 nm Wellenlänge) wird die Absorption in erster Linie durch die Pigmente bestimmt und ist bei grünen Blättern immer sehr hoch. Für Wellenlängen von 750–1350 nm ist der Absorptionsgrad generell tief. Die Pflanze vermeidet damit eine zu hohe Absorption der infraroten Anteile der Globalstrahlung und damit eine Überhitzung der Blätter. Über 1350 nm Wellenlänge steigt die Absorption an, wobei die Absorptionsbanden des Wassers deutlich Einfluß auf die Größe des Absorptionsgrades nehmen. Bei etwa 2500 nm Wellenlänge wird ein Wert zwischen 0,85 und 1,0 erreicht, der auch für noch längerwelligere Infrarotstrahlung annähernd gleich groß bleibt (GATES und TANTRAPORN 1952; WONG und BLEVIN 1967).

Der Absorptionsgrad einer Oberfläche entspricht dem Emissionsgrad bei gleicher Wellenlänge. Auf dieser Tatsache basierende Bestimmungen der Absorptionseigenschaften von Blättern wurden von BROWN und WILSON (1905); WATSON (1933) und IDSO et al. (1969) für den Bereich der Infrarotstrahlung ausgeführt. Für ökophysiologische Untersuchungen ist es wichtig, neben dem Absorptionsgrad auch den Refle-

xions- und den Transmissionsgrad der Blätter zu kennen. Die beiden letzteren können nur über optische Meßmethoden bestimmt werden.

Der Absorptionsgrad (a) von Blättern kann optisch nicht direkt gemessen werden, läßt sich aber aus den Messungen des Reflexionsgrades (r) und des Transmissionsgrades (t) nach der Gleichung

$$a = 1 - (r + t) \quad (1)$$

berechnen. Die Oberfläche der Blätter ist für gerichtete Reflexionsmessungen nur in den seltensten Fällen genügend eben. Auf Grund der Oberflächenstruktur variiert der Grad der gerichteten Reflexion erheblich, wie dies SHULGIN et al. (1960a); HOWARD (1966) und WOLLEY (1971) and Hand eingehender Untersuchungen zeigten. Der Reflexionsgrad von Blättern muß demzufolge aus einer Messung der gebündelt in einem bestimmten Winkel auf die Blattoberfläche einfallenden Strahlung (R_e) und ihrer, von der Blattoberfläche diffus in den über der Blattoberfläche liegenden Halbraum reflektierten Strahlung (R_{rd}) nach der Gleichung

$$r = R_{rd}/R_e \quad (2)$$

ermittelt werden. Diese diffus reflektierte Strahlung kann nur mittels einer integrierenden Kugel (Ulbrichtsche Kugel) erfaßt werden. Als Reflexionsstandard sollte das völlig diffus reflektierende Magnesiumoxid verwendet werden. Seine Reflexionsgrade für die verschiedenen Wellenlängen, sowie der Dicke und des Alters der Schicht, sind aus Messungen von BEDFORD et al. (1948); TELLEX und WALDRON (1955); MIDDLETON und SANDERS (1951); SANDERS und MIDDLETON (1953), hinreichend genau bekannt.

Die vom Blatt transmittierte Strahlung (R_{td}) fällt diffus aus der Blattoberfläche aus und kann ebenfalls nur mittels einer integrierenden Kugel gemessen werden. Der Transmissionsgrad (t) ergibt sich dann aus der Gleichung

$$t = R_{td}/R_e \quad (3)$$

Mit Meßeinrichtungen, die keine integrierende Kugel oder nur eine Halbkugel enthalten, ergeben sich zwangsläufig Resultate, die von solchen, die mittels einer integrierenden Kugel ausgeführt wurden, erheblich abweichen können. Dies ist mit eine Ursache, daß die von verschiedenen Autoren ermittelten Werte für die spektralen Eigenschaften von Blättern nicht immer miteinander verglichen werden können (JOHNSON 1975). Werden Meßeinrichtungen konstruiert (RABIDEAU et al. 1946; SHULGIN et al. 1958; SINCLAIR und THOMAS 1970; ELLER 1972), so muß die Theorie der integrierenden Kugel (JACQUEZ und KUTPENHEIM 1955) berücksichtigt werden. Besonders wichtig ist bei Reflexionsmessungen, daß der Hintergrund des Blattes oder der Blattprobe keine zusätzliche Strahlung reflektiert und dadurch die Messung der von der Blattoberfläche zurückfallenden Strahlung verfälscht wird (ELLER 1977b).

Grundsätzlich muß auch zwischen den spektralen Eigenschaften der Blattoberseite (Strahlungseinfall auf die Blattoberseite) und den entsprechenden Eigenschaften der Blattunterseite (Strahlungseinfall auf die Blattunterseite) unterschieden werden. Die unterschiedlichen Strukturen der Pallisaden- und Mesophyllgewebe, sowie der bei-

den Epidermen können in den Zellen zu völlig anderen internen Reflexionen und Strahlungsbrechungen und somit auch zu verschiedenen Absorptionseigenschaften der Blattgewebe führen.

Die vom Blatt absorbierte Globalstrahlungsenergie berechnet sich nach der Gleichung

$$R_a = \int a(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (4)$$

wobei $a(\lambda)$ der spektrale Absorptionsgrad des Blattes, $I(\lambda)$ die spektrale Intensität der Globalstrahlung und λ die Wellenlänge sind. Aus technisch-physikalischen Gründen kann nicht der ganze Wellenlängenbereich von 300–3000 nm mit einem Strahlungsdetektor erfaßt werden. Für die Produktionsleistung der Pflanze ist in erster Linie die sichtbare Strahlung (photosynthetisch aktive Strahlung) von 400–750 nm wichtig, und viele Untersuchungen über die spektralen Eigenschaften von Blättern umfassen deshalb oft nur diesen Wellenlängenbereich. Für Wellenlängen unter 400 nm und über 1350–3000 nm liegen nur wenige Werte vor (SHULGIN et al. 1960; GATES et al. 1965; PEARMAN 1966; GAUSMAN und CARDENAS 1969).

Von der Globalstrahlung fällt nur etwa 6–7 % mit Wellenlängen kleiner als 400 nm und etwa gleich viel Strahlung innerhalb des Bereiches von 1350–3000 nm ein. Sind die spektralen Eigenschaften von Blättern für Wellenlängen im Ultraviolett nicht bekannt, so kann nach den Ergebnissen von SHULGIN et al. (1960) für diesen Bereich mit guter Näherung der Wert von 400 nm genommen werden. Im Infraroten über 1350 nm kann eine Näherung durchgeführt werden, indem die Werte für die Absorption bei 1350 nm linear ansteigend bis auf den Wert bei 2500 nm Wellenlänge gewählt werden. Über 2500 nm gilt, wie die Ergebnisse von GATES und TANTRAPORN (1952) und WONG und BLEVIN (1967) zeigen, ein Absorptionsgrad von 0.96 als guter Näherungswert. Die Transmission über 2500 nm ist dann gleich Null und der Reflexionsgrad gleich 0.04. Entsprechend können die Reflexions- und Transmissionswerte zwischen 1350 und 2500 nm linear abfallend von den Werten bei 1350 nm auf die Werte bei 2500 nm angenommen werden. Eine solchermaßen durchgeführte Näherung durch Linearisierung ist in Abb. 5 für *Nerium oleander* L. dargestellt. Die nach der linearisierten Absorptionskurve berechnete absorbierte Gesamtenergie aus der Globalstrahlung für die 3 in Abb. 5 dargestellten spektralen Intensitätsverteilungen der Globalstrahlung weicht um höchstens $\pm 0.2\%$ von den unter Benützung der nicht linearisierten Absorptionskurve berechneten ab.

Aus der in einem bestimmten Wellenlängenbereich ($\lambda_1 \dots \lambda_2$) absorbierten Energie

$$A_i = \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} a(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (5)$$

und der im gleichen Wellenlängenbereich einfallenden Energie

$$G_i = \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (6)$$

läßt sich für die den Berechnungen zugrunde liegende spektrale Verteilung der Globalstrahlungsintensität ein für diesen Wellenlängenbereich gültiger, gewichteter durchschnittlicher Absorptionsgrad (a^*) mit Hilfe der Gleichung

$$a^* = A_i/G_i \tag{7}$$

bestimmen. Dieser gewichtete durchschnittliche Absorptionsgrad ist strenggenommen nur für die gewählte Globalstrahlung mit bestimmter spektraler Intensitätsverteilung gültig. Unter Berücksichtigung der entstehenden Ungenauigkeiten kann dieser aber auch, wie aus Tabelle 1 hervorgeht, für Berechnungen mit Intensitätsverteilungen verwendet werden, die in diesem Wellenlängenbereich nur unwesentlich verschieden sind. Dies dürfte nach den Ergebnissen von GATES (1966) für Strahlungsökologische Untersuchungen an Pflanzen immer dann der Fall sein, wenn die Sonne nicht extrem tief steht, nur eine geringe Bewölkung vorhanden ist und die Verfälschung der Globalstrahlung durch Reflexionen an der Umgebung vernachlässigbar sind.

Tabelle 1

Gewichtete durchschnittliche Absorptionsgrade a^* von *Nerium oleander* L. für die Globalstrahlungen G_1 , G_2 und G_3 nach Abb.5

$\bar{a}$ = durchschnittlicher Absorptionsgrad

Wellenlängenbreich	Absorptionsgrade (%)			$\bar{a}$
	$a^*_{G_1}$	$a^*_{G_2}$	$a^*_{G_3}$	
300 ... 400 nm	96,0	96,0	96,0	96,0
400 ... 750 nm	82,9	82,8	82,3	81,7
750 ... 1350 nm	9,4	9,2	9,2	10,5
1350 ... 3000 nm	51,5	51,0	50,2	51,2
300 ... 3000 nm	54,8	67,0	58,2	66,1

Analog zum absorbierten Anteil der Globalstrahlung können unter Verwendung der spektralen Reflexionsgrade $r(\lambda)$ und der spektralen Transmissionsgrade $t(\lambda)$ die reflektierten (R_i), beziehungsweise die transmittierten (T_i) Anteile der Globalstrahlung für den Wellenlängenbereich nach den Gleichungen

$$R_i = \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} r(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \tag{8}$$

und

$$T_i = \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} t(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \tag{9}$$

bestimmt werden. Die gewichteten, durchschnittlichen Reflexions- und Transmissionsgrade (r^* bzw. t^*) ergeben sich dann aus den Beziehungen

$$r^* = R_i/G_i \quad (10)$$

und

$$t^* = T_i/G_i \quad (11)$$

Der nach der Gleichung

$$\bar{a} = \left(\int_{\lambda_1}^{\lambda_2} a(\lambda) \cdot d\lambda \right) / (\lambda_2 - \lambda_1) \quad (12)$$

berechnete durchschnittliche Absorptionsgrad a sollte für ökophysiologische Analysen, wie ein Vergleich der Werte für a^* mit denen von $\bar{a}$ in Tabelle 1 ergibt, nicht verwendet werden. Während im Bereich des Ultraviolets und der sichtbaren Strahlung die Differenzen meist noch vernachlässigbar sind, ergeben sich im Infrarot oder wenn der gesamte Wellenlängenbereich der Globalstrahlung berücksichtigt wird, zum Teil erhebliche Differenzen.

Die Größe der absorbierten Globalstrahlungsenergie ist, wie eingehende Untersuchungen von RASCHKE (1956); GATES (1962); IDSO et al. (1966); ELLER (1971) und GATES und PAPIAN (1971) zeigen, eine der wichtigsten Größen der Energiebilanz des Blattes und beeinflusst die Blattemperatur stärker als alle anderen Faktoren. Nach GATES und PAPIAN (1971) ergibt beispielsweise eine Erhöhung der Globalstrahlungsenergie von 60 mW cm^{-2} auf 80 mW cm^{-2} , also um 30 %, bei einer Lufttemperatur von 20°C , einer relativen Luftfeuchte von 60 %, einem internen Transpirationswiderstand von 1 s cm^{-1} und einer Windgeschwindigkeit von 1 m s^{-1} eine Erhöhung der Blattemperatur von 24°C auf 28°C .

Die Blattemperatur beeinflusst über deren Temperaturabhängigkeit die biochemischen Reaktionen, wie beispielsweise die der Photosynthese und der Respiration (PISEK et al. 1969; SCHULZE 1970; SCHULZE et al. 1972; MOSER 1973). Ebenfalls beeinflusst wird die Transpiration auf Grund des von der Blattemperatur abhängigen Wasserdampf-Partialdruckes im substomatären Gasraum.

Einfluß der Wachsbüte auf die spektralen Eigenschaften und die Absorption der Globalstrahlung

Als mögliche Funktionen der Wachselbeläge auf Blättern werden schon in älterer Literatur (VOLKENS 1887; BAUMERT 1909) der Lichtschutz und die Verhinderung zu starker Erwärmung der Blätter durch die Sonnenstrahlung angegeben. Experimentelle Untersuchungen dazu wurden bisher nur in sehr geringem Umfang ausgeführt. So wurde von CAMERON (1970) bei *Eucalyptus bicostata* Maiden et al., *E. fastigata* Deane et Maiden und *E. pulverulenta* Sims. an Blättern mit und ohne Wachsbüte die Reflexion mittels einer integrierenden Kugel und die Transmission mit einer Strahlungs-

empfängerfläche 2 mm hinter dem Blatt für Wellenlängen von 375—750 nm bestimmt. SINCLAIR und THOMAS (1970) führten ähnliche Messungen an *Cotyledon orbiculata* L. und *Eucalyptus macrocarpa* Hook. mit Hilfe einer Meßeinrichtung mit einer Halbkugel für Wellenlängen zwischen 350 und 1340 nm durch. ELLER und WILLI (1977a) untersuchten Blätter von *Kalanchoe pumila* Baker mit einer Meßeinrichtung mit integrierender Kugel im Wellenlängenbereich 400—1350 nm. BILLINGS und MORRIS (1951) bestimmten für *Atriplex canescens* (Pursh.) James und *A. lentiformis* S. Wats. nur die Reflexion der Blätter mit Wachsblüte, wobei sie eine Meßeinrichtung mit 90° Reflexionswinkel benützten und den Wellenlängenbereich von 400—1100 nm erfaßten. Daneben finden sich vereinzelte Angaben über das Reflexionsvermögen wachsbedeckter Blätter bei BARTH (1957) und PEARMAN (1966).

Wie groß der Einfluß der Wachsblüte auf die Absorption der Globalstrahlung durch die Blätter ist, läßt sich am besten über die gewichteten, durchschnittlichen spektralen Eigenschaften zeigen. Mangels entsprechender Daten für den Ultraviolett-Bereich und für Wellenlängen über 1350 nm sind Vergleiche nur für die photosynthetisch aktive Strahlung von 400—750 nm Wellenlänge und die Infrarotstrahlung von 750—1350 nm Wellenlänge möglich. Die gewichteten, durchschnittlichen spektralen Eigenschaften ermöglichen besonders im Infrarot einen direkteren Vergleich der Energieumsätze der verschiedenen Strahlungsströme, als dies Darstellungen der spektralen Eigenschaften können, bei denen der Betrachter immer zusätzlich die spektrale Verteilung der Globalstrahlung für eine Beurteilung der strahlenökologischen Bedeutung von Wachsbelägen heranziehen muß.

Mit Hilfe der Gleichungen (7), (10) und (11) wurden für die von verschiedenen Autoren ermittelten spektralen Eigenschaften die gewichteten Mittelwerte über 2 Wellenlängenbereiche berechnet und in Tabelle 2 zusammengestellt. Angenommen wurde eine horizontale Blattstellung, obwohl die untersuchten Blätter nur in den wenigsten Fällen an der Pflanze in dieser Position stehen. Bei einem Vergleich der Einflüsse der Wachsblüte auf die Absorption der Globalstrahlung erlaubt die Annahme einer horizontalen Blattstellung ebenso gültige Schlüsse wie jede andere zulassen würde. Für die Absorption der direkten Sonnenstrahlung bei nicht spiegelnden Wachsbelägen gilt, mit Einschränkungen, das Cosinusetz, und die Absorption bei anderen Blattstellungen kann aus der der horizontalen Stellung berechnet werden. Für die diffuse Himmelsstrahlung gilt dies jedoch nicht und sie muß speziell berücksichtigt werden. Berechnet wurden in Tabelle 2 immer nur die Werte für eine Blattseite. In jeder denkbaren Position eines Blattes wird ein Teil der Globalstrahlung vom Blatthintergrund oder der Umgebung als gerichtete oder diffuse Strahlung reflektiert und fällt auf die Rückseite des Blattes. ELLER und WILLI (1977a) haben dies in ihren Vergleichsrechnungen durch Einführen einer 50prozentigen Bedeckung des Blatthintergrundes durch das Blatt zu berücksichtigen versucht. Dabei wurde angenommen, daß 50 % der auf die Rückseite des Blattes fallenden Strahlung zuerst das Blatt transmittiert und am Hintergrund reflektiert wird, während die anderen 50 % nach einer direkten Reflexion am Hintergrund auf die Blattrückseite fallen. Als Blatthintergrund wurde eine lückenhafte Schicht weiterer Blätter genommen.

Tabelle 2

Blätter mit und ohne Wachsblüte

Gewichtete, durchschnittliche spektrale Eigenschaften berechnet nach Daten verschiedener Autoren. Für die Berechnungen wurde die Globalstrahlung G₂ in Abb. 5 verwendet. Wellenlängenbereiche: VIS = 400 ... 750 nm, IRI = 750 ... 1350 nm

Autor und Arten	Reflexionsgrad () r_{VIS}^* r_{IRI}^*	Transmissionsgrad () t_{VIS}^* t_{IRI}^*	Absorptionsgrad () a_{VIS}^* a_{IRI}^*	$a_{VIS+IRI}^*$
ELLER und WILLI (1977a) <i>Kalanchoe pumila</i> Blattoberseite: Unter- und Oberseite mit Wachsblüte ohne Wachsblüte	42,6 9,4 65,7 43,0	1,6 4,2 20,9 38,6	55,8 86,4 13,4 18,4	39,6 60,5
<i>Kalanchoe pumila</i> Blattunterseite: Unter- und Oberseite mit Wachsblüte ohne Wachsblüte	47,9 11,2 63,3 40,6	1,7 4,1 22,5 40,2	50,4 84,7 14,2 19,2	36,6 59,8
SINCLAIR und THOMAS (1970) <i>Cotyledon orbiculata</i> mit Wachsblüte ohne Wachsblüte	38,5 15,2 55,5 43,1	2,4 4,5 23,5 37,8	59,1 80,3 21,0 19,1	44,6 57,1
CAMERON (1970) <i>Eucalyptus pulcherrima</i> mit Wachsblüte ohne Wachsblüte	18,6 9,6			
<i>Eucalyptus bicostata</i> junges Blatt: mit Wachsblüte ohne Wachsblüte intermediäres Blatt: mit Wachsblüte ohne Wachsblüte	12,2 8,6 16,1 7,9			
BILLINGS und MORRIS (1951) <i>Atriplex canescens</i> mit Wachsblüte <i>Atriplex laniformis</i> mit Wachsblüte	17,4 27,7			

Bei allen bisher untersuchten Arten (Tabelle 2) mit mehr oder weniger ausgeprägter Wachsblüte erhöht diese im sichtbaren Teil des Spektrums der Globalstrahlung den Reflexionsgrad erheblich. Die größte Differenz kann bei *Kalanchoe pumila* für die Blattoberseite festgestellt werden. Das Blatt mit Wachsblüte auf beiden Oberflächen hat einen 4.5mal größeren gewichteten, durchschnittlichen Reflexionsgrad als das gleiche Blatt mit beidseitig entfernter Wachsblüte. Gleichzeitig wird die Lichttransmission um rund 60 % gegenüber dem wachsb Blütenlosen Blatt reduziert. Mit Wachsblüte wird, verglichen mit dem gleichen Blatt mit entfernter Wachsblüte, im sichtbaren Bereich 35,5 % weniger Globalstrahlungsenergie absorbiert. Ähnlich hohe Veränderungen ergeben sich im Sichtbaren auch für *Cotyledon orbiculata*, berechnet nach Daten von SINCLAIR und THOMAS (1970). Deutlich weniger markant wird die Reflexion durch die Wachsblüte bei den verschiedenen untersuchten Blättern von *Eucalyptus*, berechnet nach Daten von CAMERON (1970), beeinflusst. Die Wachsblüte ist aber hier, wie auf Grund der veröffentlichten Bilder der Blattoberflächen zu ersehen ist, deutlich weniger mächtig als bei *Kalanchoe pumila* oder *Cotyledon orbiculata*.

Im Infrarotbereich hat bei *Kalanchoe pumila* das Blatt mit Wachsblüte eine um 53 % höhere gewichtete, durchschnittliche Reflexion, während die gewichtete, durchschnittliche Transmission um 45,9 % gegenüber dem Blatt mit beidseitig entfernter Wachsblüte vermindert ist. Der gewichtete, durchschnittliche Absorptionsgrad ist um 27,2 % reduziert. Über den gesamten Wellenlängenbereich von 400–1350 nm resultiert daraus eine um 34,5 % verminderte Globalstrahlungsabsorption für das Blatt mit intakter Wachsblüte.

Ein grundsätzlich gleiches Verhalten zeigt im Infrarotbereich, wenigstens was den Reflexions- und den Transmissionsgrad anbetrifft, *Cotyledon orbiculata*. Der gewichtete, durchschnittliche Reflexionsgrad wird durch die Wachsblüte jedoch nur um 28,8 % erhöht, während der gewichtete, durchschnittliche Transmissionsgrad um 44,0 %, also etwa gleichviel wie bei *Kalanchoe pumila*, reduziert wird. Der gewichtete, durchschnittliche Absorptionsgrad ist in diesem Wellenlängenbereich bei einem Blatt mit Wachsblüte überraschenderweise um 10 % höher als beim Blatt mit entfernter Wachsblüte. Es scheint, daß hier die Streuung der gerichteten Strahlung durch die Wachsblüte zu einer erheblich höheren Absorption im Mesophyll, als beim Blatt ohne Wachsblüte, führt. Die Wachsblüte ist bei *Cotyledon orbiculata* weniger mächtig und eher dichter als bei *Kalanchoe pumila*, was das Reflexionsvermögen der Wachsblüte reduzieren kann. Obwohl auch im Sichtbaren die Reflexion durch die Wachsblüte bei *Cotyledon orbiculata* weniger stark erhöht wird als bei *Kalanchoe pumila*, resultiert für den gesamten Wellenlängenbereich von 400–1350 nm trotzdem eine markante Reduktion des gewichteten, durchschnittlichen Absorptionsgrades um 21,9 % gegenüber dem wachsb Blütenlosen Blatt.

In der Abb. 6 sind die spektralen Eigenschaften der Blattoberseite von *Kalanchoe pumila* mit und ohne Wachsblüte dargestellt. Deutlich wird, daß in den beiden unterschiedenen Wellenlängenbereichen von 400–750 nm und 750–1350 nm jeweils über den ganzen Bereich die spektralen Eigenschaften durch die Wachsblüte in der gleichen Größenordnung verändert werden. Im sichtbaren Spektralbereich könnte dies schon

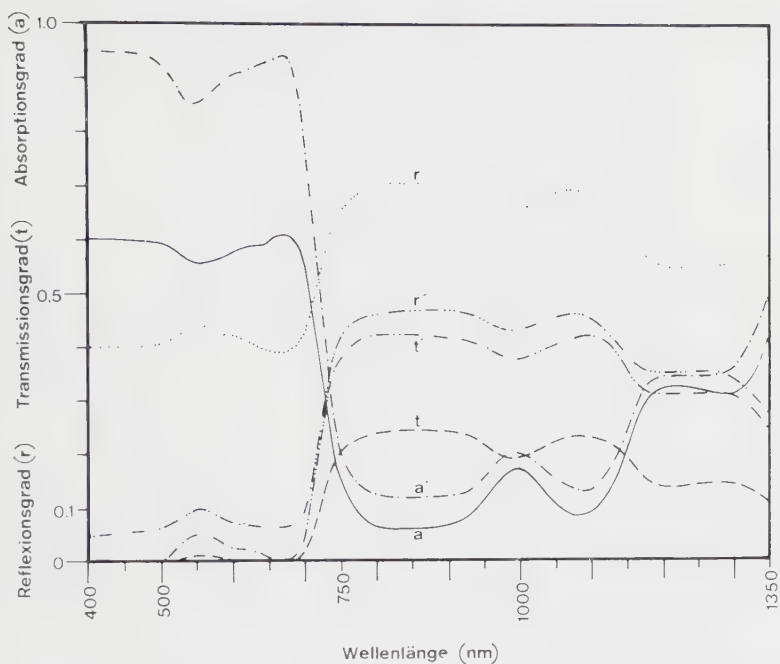


Abb. 6. Spektrale Eigenschaften der Blattoberseite von *Kalanchoe pumila* Baker mit Wachsbülte (r, t, a) und mit entfernter Wachsbülte (r', t', a') (nach ELLER und WILLI 1977a).

rein visuell auf Grund der weißlichen Farbe der Wachsbülte angenommen werden. Dieses praktisch wellenlängenindifferente Verhalten ist aber auch im Infrarotbereich vorhanden. Etwas verschieden von den Eigenschaften der Oberseite sind bei *Kalanchoe pumila* die der Blattunterseite. Der Grund liegt in der etwas unterschiedlichen Struktur dieser beiden Wachsbeläge, wie dies ELLER und WILLI (1977a) an Hand von raster-elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen konnten.

CAMERON (1970) hat den Einfluß der Wachsbülte auf den Reflexionsgrad von Blättern verschiedener ontogenetischer Entwicklungsstadien von *Eucalyptus bicostata* untersucht und fand beim intermediären Blatt gegenüber der Jugend- und Altersform die größten Unterschiede zwischen Blättern mit und ohne Wachsbülte. ELLER und WILLI (1977a) zeigten für *Kalanchoe pumila* eine Abnahme des Reflexionsgrades mit zunehmendem Blattalter. Sie haben ebenfalls festgestellt, daß für das Reflexionsverhalten der Blattoberseite nicht nur die Wachsbülte der Ober-, sondern auch die der Unterseite wesentlich ist, also die Wachsbülte der Blattunterseite gewissermaßen als Reflexionsschicht für die aus der Blattunterseite austretende, transmittierte Strahlung wirkt. Diese von der Wachsbülte der Unterseite reflektierte Strahlung durchläuft den Blattquerschnitt in umgekehrter Richtung, und der vom Blatt dabei nicht

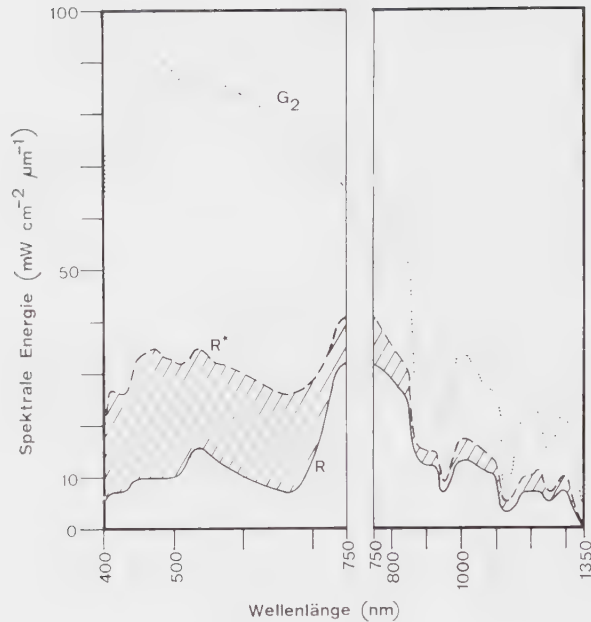


Abb. 7. Reflektierte Globalstrahlung bei Blättern von *Cotyledon orbiculata* L. ohne (R) und mit (R*) Wachsbüte. G_2 = einfallende Globalstrahlung nach Abb. 5.

absorbierte Anteil der Strahlung tritt wieder aus der Oberfläche aus. Die Meßeinrichtung kann nicht zwischen direkt an der Oberseite des Blattes reflektierter Strahlung und der Strahlung, welche als Rest der nach der Reflexion am Wachselag der Blattunterseite reflektierten Strahlung wieder aus der Blattoberseite austritt, unterscheiden. Diese an der unterseitigen Wachsbüte reflektierte Strahlung bewirkt, daß für die Blattoberseite ein höherer Reflexionsgrad bestimmt wird. Grundsätzlich gilt dies auch für den Reflexionsgrad der Blattunterseite bei oberseitiger Wachsbüte.

Die Abb. 7 zeigt die spektrale Verteilung der von einem Blatt von *Cotyledon orbiculata* mit und ohne Wachsbüte reflektierten Globalstrahlung. Diese reflektierte Strahlung ist im Gegensatz zur Globalstrahlung, deren Hauptteil die direkte Sonnenstrahlung, also eine gebündelte, gerichtete Strahlung ist, eine diffuse Strahlung. Sie trägt in jedem Falle dazu bei, die Schattenwirkung von übereinander liegenden Blättern zu mildern. Dabei wird ein erheblich größerer Anteil von photosynthetisch wirksamer Strahlung als von Infrarotstrahlung den Blättern, die im Schatten anderer liegen, zugeführt. Diese diffuse Strahlung kann die Gesamtnettophotosynthese eines sonst im Schlagschatten anderer Blätter liegenden Blattes positiv beeinflussen. Untersuchungen dazu liegen bisher nicht vor. CAMERON (1970) fand bei Sämlingen von *Eucalyptus* bei Blättern mit Wachsbüte eine, gegenüber Blättern bei denen die Wachsbüte entfernt wurde, leicht reduzierte Photosyntheserate. Wieweit diese, an einzel-

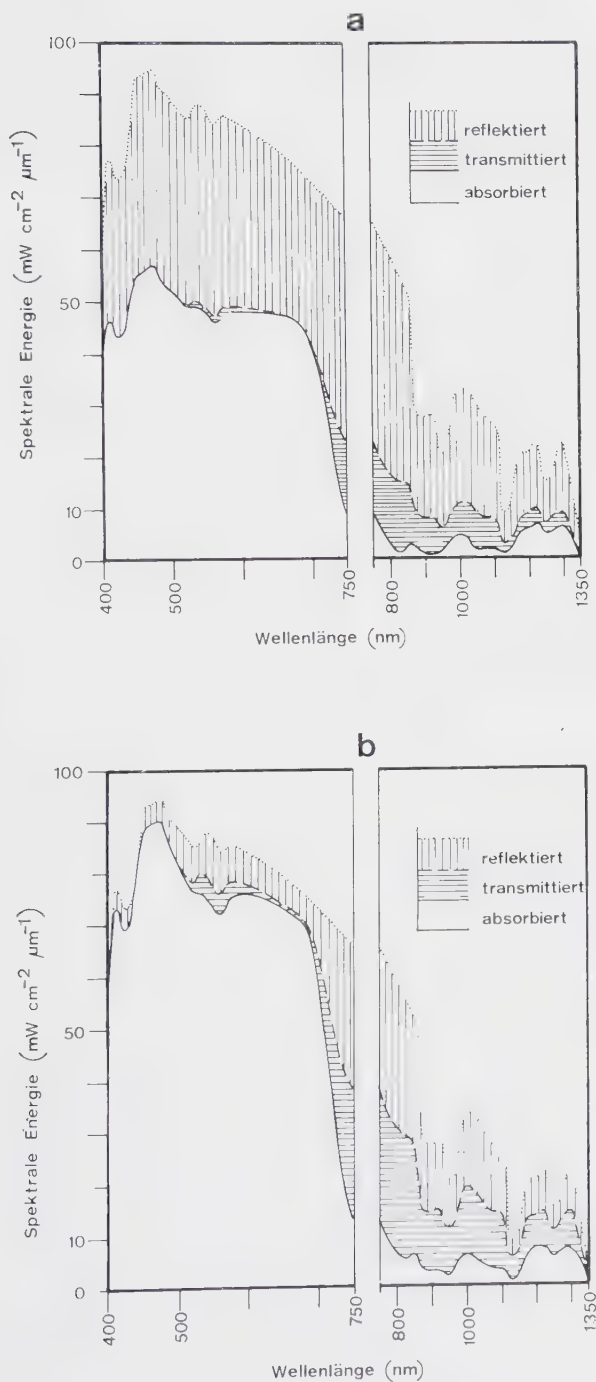


Abb. 8. Strahlungsströme auf der Blattoberseite von *Kalanchoe pumila* Baker mit (a) und ohne (b) Wachsblüte. Einfallende Globalstrahlung = G_2 in Abb. 5.

nen Blättern unter Laborbedingungen ermittelten, verminderten Photosynthesewerte im Verband vieler Blätter unter natürlichen Bedingungen durch das diffus von andern Blättern durch Reflexion an der Wachsblüte eingestreute Licht kompensiert wird, oder ob sogar die Photosyntheseraten in diesem Falle erhöht werden, müssen erst genaue Labor- und Feldversuche ergeben. Zumindest liegt hier eine mögliche Funktion der Wachsblüte vor, die bis anhin zuwenig beachtet wurde.

Die Globalstrahlungsabsorption der Blätter bestimmt am Tag dominierend die Erhöhung der Blattemperatur über die der Umgebungsluft. Die während der Nachtstunden hauptsächlich für die Temperaturdifferenzen Blatt — Luft verantwortlichen längerwelligen Strahlungsströme (atmosphärische Gegenstrahlung, Temperaturstrahlung des Blattes und der Umgebung) sind am Tag gegenüber dem aus der Absorption der Globalstrahlung resultierenden größeren Energiegewinne weniger wirksam. Daraus resultiert eine direkte Abhängigkeit der Blattemperatur vom Absorptionsverhalten des Blattes gegenüber der Globalstrahlung. Wird die Absorption durch eine vorhandene Wachsblüte abgeschwächt, so ergibt sich zwangsläufig eine weniger große Wärmebelastung des Blattes und damit eine gegenüber einem gleichen Blatt ohne Wachsblüte kleinere Übertemperatur des Blattes. Dies kann, besonders wenn hohe Globalstrahlungsintensität mit hoher Lufttemperatur gekoppelt sind, zu einem für die Pflanze wichtigen Faktor für das Überleben an Extremstandorten werden. Das Auftreten von stark ausgebildeten Wachsblüten auf Blättern oder Kormen, die zusätzlich physiologische oder morphologische Anpassungen zum Wärmeschutz zeigen, bei Besiedlern solcher ökologischer Extremstandorte, ist sicher nicht zufällig. Daß dabei auch der meist an solchen Standorten auftretende Wasserstreß ein wichtiger Faktor bei der Ausbildung einer Wachsblüte ist, kann angenommen werden. Berücksichtigt man nicht nur die Globalstrahlungsabsorption der Blattoberseite, sondern auch die der Unterseite, so kann die Energiemenge, die von beiden Seiten eines von der Wachsblüte befreiten Blattes absorbiert wird, den Wert der auf die Oberseite einfallenden Globalstrahlung übersteigen, wie dies ELLER und WILLI (1977 a) für *Kalanchoe pumila* zeigten. Gegenüber dem mit beidseitigen Wachsbelägen versehenen Blatt wird bis zu 55 % mehr Globalstrahlungsenergie absorbiert.

In der Abb. 8 sind die spektralen Verteilungen der Strahlungsintensitäten für die reflektierten, transmittierten und absorbierten Anteile der Globalstrahlung am Beispiel von *Kalanchoe pumila* mit und ohne beidseitige Wachsblüte dargestellt. Der markante Einfluß der Reflexionspotenz der Wachsblüte besonders im Sichtbaren ist augenfällig. Es kann als gesichert gelten, daß, wenn bis zu 33,2 % mehr Strahlung im sichtbaren Bereich der Globalstrahlung reflektiert wird (Tabelle 2 *Kalanchoe pumila*, Blattoberseite), die Wachsblüte eine ökologisch relevante Einrichtung gegen zu große Erwärmung des Blattes darstellt. Dabei besteht ein enger Zusammenhang mit dem Transpirationsschutz durch die unter der Wachsblüte liegende, amorphe oder weniger kristalline, die Cuticula durchgehend bedeckende Wachsschicht. Ebenso wird der Wasserdampfdruckgradient zwischen substomatärem Raum und Umgebungsluft und damit die Transpirationsrate durch eine reduzierte Blattemperatur stark beeinflußt. Dieser indirekte Einfluß über die reduzierte Blattemperatur dürfte als „Transpirations-

schutz" wesentlich effektiver sein, als der zusätzlich durch die Wachsblüte erzeugte, externe Diffusionswiderstand für Wasserdampf. Die Reduktion der aus der Globalstrahlung absorbierten Energiemenge und damit der Wärmelast des Blattes, sowie die Streuung von diffus reflektiertem Licht in die Schattenräume der Blattkonfiguration einer Pflanze, dürfte demnach die primäre ökologische Wirkung und Funktion der Wachsblüte sein.

Einfluß der Blattbehaarung auf die spektralen Eigenschaften und die Absorption der Globalstrahlung

Die Bedeutung der Epidermishaare für die Verminderung der Globalstrahlungsabsorption und damit die Erwärmung der Blätter ist schon lange unbestritten (HABERLANDT 1896; BAUMERT 1909; RENNER 1909). Unter den Arten, von denen COBLENTZ (1912) das Reflexionsvermögen und SCHANDLERL und KAEMPFER (1933) die Strahlungsdurchlässigkeit bei bestimmten Wellenlängen gemessen haben, finden sich auch einzelne Pflanzen mit dichter Epidermisbehaarung. Untersuchungen über den Reflexionsgrad behaarter Epidermen führten auch SHULL (1925) und BIRKEBAK und BIRKEBAK (1966) aus. BILLINGS und MORRIS (1951) führten eingehende Untersuchungen an den behaarten Blättern von *Eurotia lanata* (Pursh.) Moq., *Artemisia tridentata* Nutt. und *Salix commutata* Bebb. mittels einer Meßeinrichtung mit 90° Reflexionswinkel für Wellenlängen von 400–110 nm durch. BARTH (1957) bestimmte im Bereich von 365 bis 1100 nm Wellenlänge die Remission nach DIN 5033 von *Billbergia nutans* Wendl., *Gynura aurantiaca* D. C., *Verbascum thapsiforme* L. und *Senecio grayi* Pursh. Vergleiche zwischen den behaarten Unterseiten und den unbehaarten Blattoberseiten führten SHULGIN et al. (1960b) an *Populus alba* L. und *Sorbus aria* Grantz mit einer Meßeinrichtung mit integrierender Kugel im Wellenlängenbereich von 420–1100 nm durch, während SINCLAIR und THOMAS (1970) für ihre entsprechenden Untersuchungen an *Populus alba* L. und *Grevillea aspera* R. Br. für Wellenlängen von 350–1350 nm eine Meßeinrichtung mit Halbkugel benützten. Umfassendere Untersuchungen über die spektralen Eigenschaften von Blättern mit Haaren im Vergleich mit den gleichen Blättern, denen die Haare abrasiert oder abgerissen wurden, führten PEARMAN (1966) an *Arctotheca nivea* (Less.) Lewin für Wellenlängen von 340–620 nm, GAUSMAN und CARDENAS (1969) für *Gynura aurantiaca* D. C. für Wellenlängen von 500–2500 nm, WUENSCHER (1970) für *Verbascum thapsus* L. im Wellenlängenbereich von 250 bis 2500 nm und ELLER und WILLI (1977b) für *Tussilago farfara* L. im Bereich von 400 bis 1350 nm Wellenlänge, mittels Meßeinrichtungen mit integrierenden Kugeln aus. EHLENGER et al. (1976) vergleichen in ihrer Arbeit nur die Absorptionsgrade der behaarten Art *Encelia farinosa* Gray mit denen der unbehaarten Art *E. californica* Nutt. im Wellenlängenbereich von 400–800 nm.

Basierend auf den Daten verschiedener Autoren wurden, wie im Kapitel über die Wirkung der Wachsblüte ausgeführt, für verschiedene Arten die gewichteten, durchschnittlichen spektralen Eigenschaften mittels der Gleichungen (7), (10) und (11) berechnet. Sie sind in den Tabellen 3–5 zusammengestellt. In die Tabellen 4 und 5

Tabelle 3

Blätter mit Behaarung und entfernter Behaarung

Gewichtete, durchschnittliche spektrale Eigenschaften berechnet nach Daten verschiedener Autoren.

Für die Berechnungen wurde die Globalstrahlung G_2 in Abb. 5 verwendet.

Wellenlängenbereiche: VIS = 400 ... 750 nm, IRI = 750 ... 135 nm.

Autor und Art	Reflexionsgrad (°)		Transmissionsgrad (%)		Absorptionsgrad ()		
	r_{VIS}^*	r_{IRI}^*	t_{VIS}^*	t_{IRI}^*	a_{VIS}^*	a_{IRI}^*	$a_{VIS+IRI}^*$
<i>Tilia tomentosa</i> Hybride Blattunterseite mit Behaarung ohne Behaarung	20,7	45,9	6,6	47,3	72,7	6,8	47,6
	9,6	46,6	7,6	50,9	82,8	2,5	52,2
ELLER und WILLI (1977b) <i>Tussilago farfara</i> altes Blatt Unterseite mit Haaren ohne Haare	23,0	40,4	14,6	52,5	62,4	7,1	41,3
	15,3	33,5	17,3	57,5	67,4	9,0	45,1
junges Blatt Oberseite mit Haaren ohne Haare	17,2	55,8	4,6	31,6	78,2	12,6	53,2
	9,6	54,2	5,3	32,2	85,1	13,6	57,8

Tabelle 4

Blätter ohne Behaarung auf der Oberseite und mit Behaarung auf der Unterseite.
Gewichtete, durchschnittliche spektrale Eigenschaften berechnet nach Daten verschiedener Autoren.
Für die Berechnungen wurde die Globalstrahlung G_2 in Abb. 5 verwendet.
Wellenlängenbereiche: VIS = 400 ... 750 nm, IRI = 750 ... 1350 nm.

Autor und Art	Reflexionsgrad (%) r^*_{VIS} r^*_{IRI}	Transmissionsgrad (%) t^*_{VIS} t^*_{IRI}	Absorptionsgrad (%) a^*_{VIS} a^*_{IRI}	$a^*_{VIS+IRI}$
<i>Tilia tomentosa</i> Hybride Oberseite ohne Behaarung Unterseite mit Behaarung	9,4 20,7	6,2 6,6	84,4 72,7	54,9 47,6
ELLER und WILLI (1977b) <i>Tussilago farfara</i> : adultes Blatt Oberseite ohne Behaarung Unterseite mit Behaarung	11,3 23,0	12,2 14,6	76,5 62,4	51,0 41,3
SINCLAIR und THOMAS (1970) <i>Grevillea aspera</i> Oberseite ohne Behaarung Unterseite mit Behaarung	15,6 47,7	2,0 1,7	82,4 50,6	56,1 35,5
SHULGIN et al. (1960b) <i>Populus alba</i> Oberseite ohne Behaarung Unterseite mit Behaarung	10,8 36,1	5,5 6,8	83,7 57,1	

Tabelle 5
Blätter mit Behaarung
Gewichtete, durchschnittliche spektrale Eigenschaften berechnet nach Daten verschiedener Autoren.
Für die Berechnungen wurde die Globalstrahlung G₂ in Abb. 5 verwendet.
Wellenlängenbereiche: VIS = 400 ... 750 nm, IRI = 750 ... 1350 nm.

Autor und Art	Reflexionsgrad (%)		Transmissionsgrad (%)		Absorptionsgrad (%)	
	r* _{VIS}	r* _{IRI}	t* _{VIS}	t* _{IRI}	a* _{VIS}	a* _{VIS+IRI}
ELLER und WILLI (1977b) <i>Tillandsia latifolia</i>						
adultes Blatt, Oberseite ohne Haare	11,3	46,7	12,2	43,7	76,5	9,6
junges Blatt, Oberseite mit Haaren	17,2	55,8	4,6	31,6	78,2	12,6
SHULGIN et al. (1960b) <i>Sorbus aria</i>						
adultes Blatt ohne Haare	11,2		7,3		81,5	
junges Blatt mit Haaren	19,2		9,5		71,3	
EHLERINGER et al. (1976) <i>Encelia californica</i> (Art ohne Behaarung)						
<i>Encelia farinosa</i> (Art mit Behaarung)					76,8	
BILLINGS und MORRIS (1951) <i>Eurotia lanata</i>	34,7	55,7			26,8	
<i>Artemisia tridentata</i>	25,0	61,5				
<i>Salix commutata</i>	23,9	57,6				

wurden bisher nicht veröffentlichte Daten einer gärtnerischen Hybride von *Tilia tomentosa* integriert. Grundsätzlich wurde für alle Berechnungen eine horizontale Blattstellung und eine Intensitätsverteilung der Globalstrahlung nach G_2 in Abb. 5 angenommen. Für die Blattunterseiten wurde eine inverse Blattstellung angenommen, also die Blattunterseite nach oben. Dies teilweise auch wegen der oft postulierten ökologischen Bedeutung unterseitiger Behaarung bei umgedrehten Blättern, wie sie etwa bei *Tussilago farfara* oder *Tilia tomentosa* beobachtet werden können, jedoch in erster Linie um eine einheitliche Basis für Vergleiche der Haarfilze von Ober- und Unterseite bei gleichem Strahlungseinfall zu erhalten.

Welche Bedeutung die Epidermishaare für die teilweise Reflexion der Globalstrahlung haben, läßt sich genau nur bei einem Vergleich derselben Blattoberfläche mit Haarbelag und nach dem Entfernen desselben bestimmen. So erhöhen im sichtbaren Teil der Globalstrahlung die Sternhaare auf der Blattunterseite von *Tilia tomentosa* Hybr. die gewichtete, durchschnittliche Reflexion um 115,6 % (Tabelle 3) gegenüber der haarlosen Epidermis. Etwas kleinere Werte ergeben sich für die Oberseite eines jungen Blattes (+79,2 %) und für die unterseitige Behaarung eines alten Blattes (-50,3 %) von *Tussilago farfara*. Ähnliche Erhöhungen des gewichteten, durchschnittlichen Reflexionsgrades wie für *Tilia tomentosa* Hybr. stellte PEARMAN (1966) im Wellenlängenbereich von 340–620 nm für die Blattoberseite von *Arctotheca nivea* fest. Im Gegensatz dazu wurde von GAUSMAN und CARDENAS (1969) bei *Gynura aurantiaca* und von WUENSCHER (1970) bei *Verbascum thapsus* nach dem Entfernen der Behaarung eine leichte Vergrößerung der Reflexion im Sichtbaren festgestellt. Diese gegensätzlichen, verschiedenen Resultate sind nur so zu erklären, daß nach dem Entfernen der Haare die freigelegte glänzende Cuticula die gebündelt einfallende Strahlung besser reflektiert, als die unter dem Haarfilz diffus auf sie einfallende. Offensichtlich wird in diesem Falle die von den Epidermishaaren zusätzlich reflektierte Strahlung infolge einer größeren Absorption der diffus aus dem Haarfilz fallenden Strahlung durch die Cuticula und die darunter liegenden Blattgewebe überkompensiert.

Im Infraroten bis etwa 1000 nm stellen GAUSMAN und CARDENAS (1969) bei *Gynura aurantiaca* eine verminderte Reflexion nach dem Entfernen der Haare fest, während bei *Verbascum thapsus* (WUENSCHER 1970) eine geringe Erhöhung gemessen wurde. Die umgekehrten Verhältnisse wurden von diesen Autoren bei *Gynura aurantiaca* für Wellenlängen von 1000–2500 nm und bei *Verbascum thapsus* über 1350 nm beobachtet. Zwischen 1000 und 1350 nm fand WUENSCHER (1970) kein unterschiedliches Reflexionsverhalten von *Verbascum thapsus* mit und ohne Epidermishaaren. Leicht erhöhte Reflexionswerte nach dem Entfernen der Haare zeigt auch *Tilia tomentosa* Hybr. (Abb. 9, Tabelle 3), während bei *Tussilago farfara* sowohl bei der Oberseite des jungen Blattes als auch bei der Unterseite des alten, die Reflexionswerte ohne Behaarung tiefer liegen. Der Transmissionsgrad im infraroten Bereich ist sowohl bei *Verbascum thapsus* (WUENSCHER 1970) als auch bei *Tilia tomentosa* Hybr. und *Tussilago farfara* (Tabelle 3) bei Blattoberflächen mit entferntem Haarfilz höher. Dies gilt im sichtbaren Wellenlängenbereich auch für *Tilia tomentosa* Hybr. und *Tussilago farfara*.

während WUENSCHER (1970) bei *Verbascum thapsus* teilweise nach dem Entfernen der Haare eine erniedrigte Transmission feststellte. Dieses Verhalten dürfte auch hier aus den unterschiedlichen Absorptionswerten des Blattes für gebündeltes (Blatt ohne Haare) und diffuses Licht (Blatt mit Haaren) resultieren.

Die Absorption bei *Gynura aurantiaca* ist nach GAUSMAN und CARDENAS (1969) beim haarlosen Blatt über den gesamten Wellenlängenbereich leicht erhöht. Der Maximalwert von 4,4 % Erhöhung ist bei 750 nm Wellenlänge. Gleich verhalten sich auch *Tussilago farfara* und *Tilia tomentosa* Hybr. für Wellenlängen von 400—1350 nm (Tabelle 3). Bei *Tussilago farfara* wird der gewichtete, durchschnittliche Absorptionsgrad nach dem Entfernen der Haare sowohl im Sichtbaren wie auch im Infraroten erhöht. Im Gegensatz dazu ist bei *Tilia tomentosa* Hybr. nur im sichtbaren Strahlungsbereich bis 700 nm (Abb. 9) eine Vergrößerung der Absorption nach dem Entfernen der Haare zu beobachten, während für Wellenlängen von 700—1350 nm die Absorption des behaarten Blattes erheblich höher liegt. Dieses Verhalten kann dadurch erklärt werden, daß die sehr dünnen Blätter von *Tilia tomentosa* Hybr. gebündelte Strahlung nur in sehr geringem Maß absorbieren, während die durch die Sternhaare der Epidermis stark gestreute Strahlung einen längeren Strahlungsweg hat, und sie in einem weit höheren Maß Brechungen und Reflexionen im Blattmesophyll ausgesetzt sein dürfte (WILLSTAETTER und STOLL 1918; BARTH 1957).

Auf Grund des doch recht unterschiedlichen, ja teilweise gegensätzlichen Verhaltens der bisher untersuchten Arten kann lediglich für Wellenlängen zwischen 400 und 750 nm für Blätter mit entfernten Epidermishaaren eine erhöhte Absorption als sicher angenommen werden. Das Verhalten bezüglich Reflexion und Transmission sowohl im Sichtbaren als auch im Infraroten bis 1350 nm Wellenlänge und bezüglich der Absorption im Infrarotbereich, ist offensichtlich sehr stark von der Dichte und Mächtigkeit der Behaarung und auch von der Oberflächenstruktur der unter der Behaarung liegenden Cuticula, beziehungsweise Epidermis, der Blattdicke und der Blattanatomie abhängig. Die bisher vorliegenden spärlichen Einzeldaten lassen über genauere Zusammenhänge keine endgültigen Schlüsse zu. Weitere breit gestreute, aber dennoch zielbewußt auf charakteristische ökologische Blatt- und Behaarungstypen ausgerichtete Untersuchungen werden hier noch zusätzliche Klärung schaffen müssen.

Für allgemeine Betrachtungen und Schlußfolgerungen über die ökologische Bedeutung der Blattbehaarung werden oft Vergleiche der spektralen Eigenschaften von Blättern herangezogen, die nur auf der Unterseite Epidermishaare tragen, deren Blattoberseite aber entweder haarlos ist oder bei denen, die im Jugendstadium auch auf der Blattoberseite vorhandenen Haare mit zunehmendem Alter verlorengehen. Wie weit solche Vergleiche zulässig und sinnvoll sind, ergibt sich aus einer Gegenüberstellung von Daten unbehaarter Ober- mit Daten behaarter Unterseiten in Tabelle 4, verglichen mit den in Tabelle 3 zusammengefaßten Daten von behaarten Blattoberflächen und den Daten der gleichen Blattoberflächen mit entfernten Haaren.

Betrachtet man bei *Tilia tomentosa* Hybr. nur die spektralen Eigenschaften (Abb. 9) oder die gewichteten, spektralen Eigenschaften (Tabellen 3 und 4) für den sichtbaren Strahlungsbereich, so ergeben sich nur kleine Unterschiede zwischen einer unbehaarten

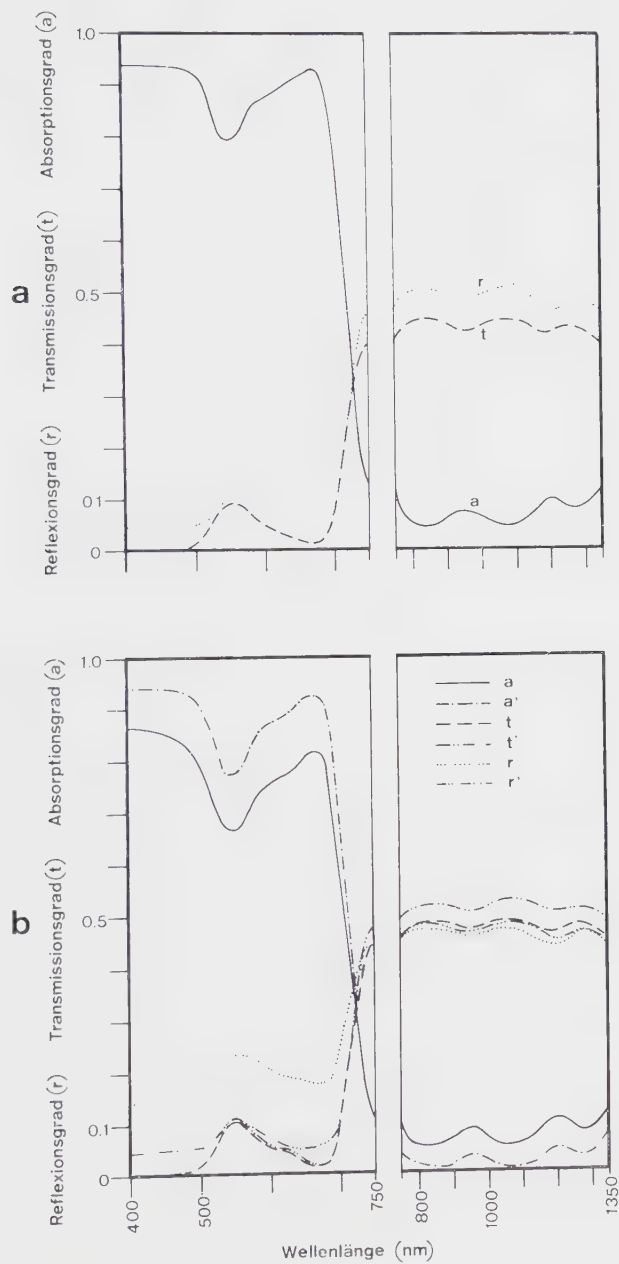


Abb. 9. Spektrale Eigenschaften von *Tilia tomentosa* Hybr. a: Blattoberseite, b: Blattunterseite mit Behaarung (*r*, *t*, *a*) und ohne Behaarung (*r'*, *t'*, *a'*).

Blattoberseite und der haarlosen Unterseite. Nicht gleich sind jedoch diese Werte im Infrarot zwischen 750 und 1350 nm Wellenlänge. Hier liegen die Transmissionswerte der unbehaarten Blattunterseite höher als die der Oberseite und beim Reflexionsgrad ist das Umgekehrte der Fall (Abb. 9). Daraus ergibt sich auch eine höhere Absorption der Blattoberseite gegenüber der haarlosen Blattunterseite. Betrachtet man jedoch den gewichteten, durchschnittlichen Absorptionsgrad über den ganzen Wellenlängenbereich von 400—1350 nm, so ergeben sich als Quotienten zwischen unbehaarter und behaarter Blattfläche 1,11 (Unterseite ohne/mit Behaarung), beziehungsweise 1,15 (Oberseite ohne/Unterseite mit Behaarung), also kaum signifikante Unterschiede. Im Falle von *Tussilago farfara* zeigen ELLER und WILLI (1977 b), daß dort die Unterschiede so groß werden, daß ein Vergleich wenig sinnvoll wird.

Ungeachtet der Tatsache, daß ein Vergleich der unbehaarten Oberseite mit der behaarten Unterseite nur in bestimmten Fällen und in bestimmten Wellenlängenbereichen ähnliche oder gleiche Resultate wie ein Vergleich der spektralen Eigenschaften einer Blattseite mit und ohne Haare, Rückschlüsse auf die ökologische Bedeutung der Behaarung einer Epidermis liefern, führen Vergleiche zwischen der unbehaarten Ober- und der behaarten Unterseite zu ökologisch relevanten Aussagen über das unterschiedliche Reflexions- oder Absorptionsverhalten dieser beiden Blattoberflächen. Beispielsweise wird durch die behaarte Unterseite der Blätter von *Populus alba* im sichtbaren Teil des Spektrums 3,3mal mehr Globalstrahlung reflektiert als von der Oberseite (Tabelle 4). Auch wenn man in Betracht zieht, daß nur wenige Blätter mit ihren Unterseiten voll der direkten Sonneneinstrahlung zugewendet sind, und sie in den wenigsten Fällen eine horizontale Position einnehmen, kann man doch annehmen, daß ein erheblicher Teil der Globalstrahlung im Sichtbaren durch schief gestellte Blätter mit teilweiser Exposition der Blattunterseite zur einfallenden Globalstrahlung einen ökologisch bedeutenden Beitrag zur Versorgung der im Schatten anderer Blätter durch Streulicht beiträgt, was auch von LARCHER (1973) postuliert wird. Bei *Populus alba* wird von der Blattunterseite unter den, den Vergleichen zugrunde liegenden Bedingungen 23,3 % der einfallenden Globalstrahlung diffus reflektiert (Abb. 10, Tabelle 4). Bei *Grevillea aspera* liegt der Anteil der diffus reflektierten Strahlung noch höher (32,1 %) und erreicht selbst bei *Tilia tomentosa* Hybr. noch 11,3 %. Wichtig dabei ist zudem, daß im infraroten Bereich (750—1350 nm Wellenlänge) nur minimale Unterschiede im Reflexionsverhalten behaarter Unterseite und unbehaarter Oberseite zu beobachten sind, die Reflexion längerwelliger Strahlung von der Blattstellung somit praktisch unabhängig ist.

Entsprechend groß ist damit auch der Einfluß der Behaarung der Blattunterseite auf die Absorption der Globalstrahlung im gesamten Bereich von 400—1350 nm Wellenlänge. Bei *Grevillea aspera* wird die von der behaarten Blattunterseite absorbierte Globalstrahlungsenergie um 36,7 %, bezogen auf den Wert der unbehaarten Blattoberseite oder 20,5 %, bezogen auf die einfallende Globalstrahlung, herabgesetzt. Rund ein Drittel tiefer liegen die entsprechenden Werte für *Tilia tomentosa* Hybr., während sie bei *Tussilago farfara* bezogen auf die unbehaarte Oberseite 19,0 %, beziehungsweise 9,7 %, bezogen auf die einfallende Globalstrahlung, tiefer sind.

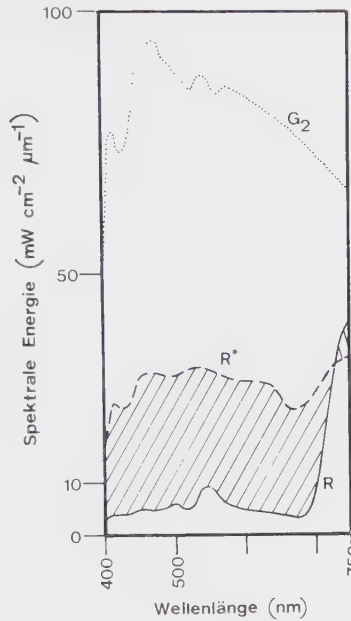


Abb. 10. Reflektierte Globalstrahlung der Blattunterseite von *Populus alba* L. ohne (R) und mit (R*) Behaarung. G_2 = einfallende Globalstrahlung nach Abb. 5.

Besonders im Fall von *Tilia tomentosa* Hybr., die ihre Blätter der Sonnenkrone zum größeren Teil aktiv mit ihrer Unterseite gegen die einfallende direkte Sonnenstrahlung stellt, wodurch ihre Blätterkrone ja das charakteristische, silbrige Aussehen erhält, führt dies zu einer ökologisch wichtigen Reduktion der Übertemperatur der Blätter gegenüber der Umgebungsluft. So ergaben Messungen, ausgeführt Juni 1976, der Blattemperatur an senkrecht zur Sonne exponierten, am Baum belassenen Blättern, bei einem Globalstrahlungswert senkrecht zur Blattfläche von 87.3 mW cm^{-2} , einer Lufttemperatur von 28°C und bei Windgeschwindigkeiten unter 1 m s^{-1} , eine Blattemperatur bei Exposition der Oberseite des Blattes von 39°C und bei Exposition der Blattunterseite von 35°C . Die Temperaturmessungen wurden mittels eines Infrarotstrahlungsthermometers Barnes PRT 10 ausgeführt. Selbst wenn man berücksichtigt, daß die sehr tiefe relative Luftfeuchtigkeit (37%) auch eine bei den beiden Blattexpositionen unterschiedliche Transpirationskühlung erzeugen, muß doch die Temperaturdifferenz von 4°C zu einem größeren Teil der durch den Haarfilz verminderten absorbierten Globalstrahlungsenergie zugeschrieben werden.

REINKE (1883) postulierte für die unterseitige Blattbehaarung eine Art Reflektorwirkung für die aus der Blattunterseite austretende Strahlung. Diese Strahlung wird durch den Haarbelag wieder in das Blatt zurückgeworfen und erzeugt eine bessere Ausleuchtung der unteren Partien des Blattmesophylls. Damit soll eine Verbesserung

der Photosyntheseleistung des einzelnen Blattes möglich sein. LINSBAUER (1930) bezweifelt ob die Energiemengen überhaupt eine solche Wirkung erreichen können, während SCHANDERL und KAEMPFERT (1933) dies nicht ausschließen. Auch wenn man berücksichtigt, daß solchermaßen reflektierte, sichtbare Strahlung den unteren, schwach beleuchteten Teil des Mesophylls etwas besser ausleuchten kann, muß doch ihr Anteil an der photosynthetischen Gesamtleistung eines Blattes als unerheblich angenommen werden. Daß eine solche Reflexion an der unterseitigen Behaarung jedoch vorhanden ist, konnten ELLER und WILLI (1977 b) und ELLER (1977 b) bei *Tussilago farfara* experimentell nachweisen. Sie ist in erster Linie für Wellenlängen über 700 nm feststellbar und fällt im Absorptionsbereich der photosynthetisch aktiven Pigmente, zumindest bei *Tussilago farfara*, größtmäßig außer Betracht.

Die generell hohen Reflexionswerte und entsprechend reduzierten Absorptionswerte im sichtbaren Bereich der Globalstrahlung (400–750 nm) können auch aus verschiedenen anderen Einzelmessungen (Tabelle 5) klar ersehen werden. Auch die nur am jungen Blatt vorhandene Behaarung hat eine ähnliche, wenn auch weniger markante Wirkung. ELLER und WILLI (1977 b) stellten bei *Tussilago farfara* fest, daß die Reduktion der Absorption der Globalstrahlung durch den Haarfilz des jungen Blattes bei diesem durch höhere Absorptionswerte des haarlosen Blattes, verglichen mit einem alten Blatt, nahezu wettgemacht wird, wie dies auch aus einem Vergleich der Werte in den Tabellen 3 und 5 ersichtlich ist.

EHLERINGER et al. (1976) ermitteln über einen Vergleich der Absorption von behaarten Blättern einer behaarten Art mit der Absorption der haarlosen Blätter einer andern Art den Einfluß der Epidermisbehaarung auf die Photosyntheseleistung. Auch wenn man berücksichtigt, daß die Dicken der Epidermen und des Mesophylls, sowie der Chlorophyllgehalt gleich waren, dürfte wie aus den Vergleichen der spektralen Eigenschaften von Blattflächen mit Behaarung und solchen, bei denen keine Haare vorhanden sind oder die Haare entfernt wurden, ersichtlich ist, erhebliche Unterschiede im Absorptionsverhalten der nackten Epidermis (gebündelter Strahlungseinfall) und der behaarten Epidermis (diffuser Strahlungseinfall) vorliegen. Die Resultate aus Vergleichen von behaarten Blättern einer Art mit den unbehaarten Blättern einer anderen Art dürften deshalb nicht generell auf das Verhältnis der Photosyntheseraten von Blättern mit Haaren verglichen mit dem gleichen Blatt ohne Behaarung übertragbar sein. Die von EHLERINGER et al. (1976) untersuchte, behaarte Art *Encelia farinosa* zeigt den bisher tiefsten bekannten Absorptionswert für den sichtbaren Teil der Globalstrahlung (Tabelle 5).

Epidermisauflagen in Form von Haaren vergrößern, sofern sie die Epidermis hinreichend dicht abdecken, die Reflexion im Bereich der sichtbaren Strahlungsanteile der Globalstrahlung markant. Die damit im Zusammenhang stehende Reduktion der absorbierten Globalstrahlungsenergie ist zweifellos dann, wenn solche haarbedeckten Blattflächen der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt sind, eine ökologisch höchst wirksame Einrichtung zur Reduktion der Übertemperatur der Blätter über die Lufttemperatur. Die Blattemperatur könnte aber auch indirekt die Transpiration über den Sättigungsdampfdruck des substomatären Raumes sowie die Nettphotosynthese

beeinflussen. LANGE (1959) konnte jedoch für behaarte Arten kein von unbehaarten prinzipiell abweichendes Transpirationsverhalten feststellen.

Die Aufhellung der Blattschatten für tiefer liegende Blattschichten oder Blätter im Kroneninnern von Bäumen oder Sträuchern durch die von Blättern mit ober- oder unterseitiger Behaarung reflektierte photosynthetisch wirksame Strahlung dürfte eine der wichtigsten, wenn nicht überhaupt die wichtigste, ökologische Funktion der Blattbehaarung sein.

Einfluß von staubförmigen Epidermisauflagen auf die spektralen Eigenschaften und die Absorption der Globalstrahlung

Sieht man von physiologischen Sonderfällen, etwa der aktiven Ausscheidung von Salzkrusten wie sie von VOLKENS (1887) bei *Reaumuria hirtella* Jaub et Sp. oder *Frankenia pulverulenta* L. beobachtet wurden ab, sind staubförmige Epidermisauflagen immer eine Folge von Immissionen. Dabei sind Ablagerungen von Sporen oder Pollen auf Blättern verglichen mit solchen anthropogener Stäube aus Industrie und Verkehr in ihrer ökologischen Bedeutung vernachlässigbar. Bei Staubimmissionen muß unterschieden werden, ob sie chemisch inert sind, also nur auf Grund ihrer physikalischen Eigenschaften einwirken, oder ob sie in weit größerem Maße durch die Toxizität löslicher oder ausgasender Bestandteile auf die Physiologie der Blätter und der ganzen Pflanze einwirken (DAESSLER 1976). Während über die biochemische Wirkung von staubförmigen Epidermisauflagen allgemein und besonders für spezielle Stäube wie Zement, Kalk, Flugasche oder solche von toxisch wirkenden Metallen verschiedene zusammenfassende Arbeiten vorliegen (HASELHOFF et al. 1932; SCHWARZ et al. 1955; HOFFMANN und WOLF 1958; CZAJA 1960, 1962; PELZ 1960; DAESSLER 1976; GUDERIAN et al., 1977) sind Untersuchungen über die rein physikalische Wirkung von Staubauflagen auf Blättern eher selten. Sie befassen sich zudem teilweise nur mit der Frage, wieweit Staubauflagen krustenbildend wirken, oder die Staubteilchen durch Verstopfen die reguläre Funktion der Stomata beeinflussen (HASELHOFF und LINDAU 1903; CZAJA 1962; EVELING 1967; RICKS und WILLIAMS 1974).

Eingehende Untersuchungen über die Beeinflussung des Lichtgenusses und der spektralen Eigenschaften von Blättern wurden erst in letzter Zeit ausgeführt. So untersuchte BARTH (1957) die Remission nach DIN 5033 im Spektralbereich von 365 bis 1100 nm Wellenlänge von *Tilia ulmifolia* Scop. (Straßenstaubauflage), *Ficus elastica* Roxb. (Kalkkrusten) und *Viburnum tinus* L. (Kupferkalkkrusten) und BERGMANN-LEHNERT (1962) die Lichtdurchlässigkeit von Blättern von *Hedera helix* L. mit Zementstaubauflage. ELLER (1974, 1977, 1977a), ELLER und BRUNNER (1975) und ELLER und WILLI (1977) untersuchten mittels einer Meßeinrichtung mit integrierender Kugel für den Wellenlängenbereich von 400–1350 nm Blätter von *Rhododendron catarbiense* Michx. (Straßenstaubauflage von Schwarzbelag), *Fagus sylvatica* L. (Naturstraßenstaubauflage) und *Hedera helix* L. (Straßenstaubauflage von Schwarzbelag). AUCLAIR (1976, 1977) stellte die Beeinflussung der direkten Reflexion durch Kohlenstaub bei

Tabelle 6

Blätter mit Staubauflagen aus Strassenstaub

Gewichte, durchschnittliche spektrale Eigenschaften berechnet nach Daten verschiedener Autoren.

Für die Berechnungen wurde die Globalstrahlung G₂ in Abb. 5 verwendet.

Wellenlängenbereiche: VIS = 400 ... 750 nm, IRI = 750 ... 1350 nm.

Autoren und Art	Reflexionsgrad (·)		Transmissionsgrad (%)		Absorptionsgrad (·)		
	r* _{VIS}	r* _{IRI}	t* _{VIS}	t* _{IRI}	a* _{VIS}	a* _{IRI}	a* _{VIS+IRI}
ELLER (1977) (ergänzt durch bisher nicht publizierte Daten)							
<i>Rhododendron catawbiense</i>							
Oberseite ohne Staub	9,5	56,2	4,0	36,9	86,5	6,9	56,1
mit Staub	9,9	46,1	2,5	24,4	87,6	29,5	65,3
Unterseite ohne Staub	25,1	53,1	4,2	42,1	70,7	4,8	45,7
mit Staub	22,8	48,5	3,4	34,3	73,8	17,2	52,3
ELLER (1977c)							
<i>Fagus silvatica</i>							
Oberseite ohne Staub	8,6	43,5	9,8	49,6	81,6	6,9	53,5
mit Staub	15,0	41,1	6,2	41,2	78,8	17,7	55,6
ELLER und WILLI (1977)							
<i>Hedera helix</i>							
Oberseite ohne Staub	8,6	38,6	4,1	36,2	87,3	25,2	63,6
mit Staub	6,1	15,4	1,8	18,1	92,1	66,5	82,3

Pinus silvestris L. und *Populus euramericana* (clon I 214) für Wellenlängen von 500 bis 1350 nm fest.

Es ist wohl möglich, daß die oft widersprüchlichen Resultate über die Wirkung von nicht toxischen Stäuben auf das Wachstum der Pflanzen zum Teil durch die je nach Witterungsverhältnissen während der Versuchsperiode verschieden stark veränderten spektralen Eigenschaften und den daraus resultierenden, veränderten Blatttemperaturen entstanden sind. Es ist anzunehmen, daß eine Ertragsminderung durch nicht toxische Stäube über eine Beeinflussung der Photosyntheseleistung nur dann erfolgt, wenn einerseits der Strahlungseinfall so gering ist, daß die Lichtsättigung im bestäubten Blatt nicht mehr erreicht wird (AUCLAIR 1977), eine Hemmung der Nettphotosyntheserate durch eine Erhöhung der Blattemperatur über den Optimaltemperaturbereich der Photosynthese erfolgt (PISEK et al. 1969), die Stomata verstopft werden (RICKS und WILLIAMS 1974; ELLER und BRUNNER 1975) oder sogar Verbrennungsschäden auftreten (ELLER und BRUNNER 1975). Bei Lufttemperaturen unter dem Temperaturoptimum der Photosynthese ist bei Lichtsättigung des bestäubten Blattes bei nicht toxischen Stäuben sogar eine Förderung der Photosyntheseleistung auf Grund und einer gegen das Temperaturoptimum der Photosynthese hin verschobenen Blattemperatur zu erwarten. AUCLAIR (1977) konnte bei *Populus euramericana* eine Förderung der Photosynthese bei bestäubten Blättern gegenüber solchen ohne Staub experimentell feststellen.

Basierend auf den Daten verschiedener Autoren wurden, wie im Kapitel über die Wirkung der Wachsblüte ausgeführt, für verschiedene untersuchte Arten die gewichteten, durchschnittlichen spektralen Eigenschaften mittels der Gleichungen (7), (10) und (11) berechnet und in der Tabelle 6 zusammengestellt. Grundsätzlich wurde auch hier für alle Berechnungen eine horizontale Blattstellung und eine Intensitätsverteilung der Globalstrahlung nach G_2 in Abb. 5 angenommen. Bei *Rhododendron catawbiense* wurden in Tabelle 6 der Transmissionsgrad für die Blattunterseite mit und ohne Staub durch unpublizierte Daten ergänzt.

BARTH (1957) konnte bei Blättern von *Tilia ulmifolia*, welche im Stadtgebiet durch Straßenstaub und Ruß beschmutzt wurden, im sichtbaren Spektralbereich der Globalstrahlung eine um 1,5 % reduzierte Remission feststellen. Im Infrarotbereich war diese Reduktion erheblich größer (bis 35,5 %). AUCLAIR (1977) fand bei *Pinus silvestris* und bei *Populus euramericana* für kohlestaubverschmutzte Blätter im sichtbaren Spektralbereich bis zu 8 % reduzierte und im Infraroten bis zu 15 % gegenüber dem sauberen Blatt herabgesetzte Reflexionsgrade. ELLER (1977) untersuchte Pflanzen von *Rhododendron catawbiense* an einer städtischen Straße. Nach Tabelle 6 ergibt sich für die Blattoberseite im Sichtbaren eine Erhöhung (+4 %) des gewichteten, durchschnittlichen Reflexionsgrades, während bei der Blattunterseite mit Staub eine Verminderung (−9,1 %) erfolgt. Dabei ist zu beachten, daß die Blattunterseite bei einem sauberen Blatt einen mehr als doppelt so hohen Reflexionsgrad als die Blattoberseite aufweist. Dies zeigt sich auch an der visuell erfaßbaren Blattfarbe. Während die Blattoberseite satt dunkelgrün gefärbt ist, zeigt die Blattunterseite eine heller grüne Farbe. Der Staubbelaag auf diesen untersuchten Blättern von *Rhododendron*

catawbiense ist deutlich heller als die Blattoberseite und führt dadurch offensichtlich zu einer Aufhellung der Blattoberseite, beziehungsweise der Kombination Blattoberseite-Staubbelag. Bei der Unterseite wurde durch den Staubbelag ihre Farbe dunkler als beim sauberen Blatt. Wie stark offensichtlich die Eigenfarbe des Staubbelages die spektralen Eigenschaften der Kombination Blatt-Staub beeinflußt zeigt ein Vergleich der Blattoberseiten von *Fagus silvatica* mit einem hellen Belag von Naturstraßenstaub mit der von *Hedera helix* mit einem dunklen Schmutzbelag von städtischem Straßenstaub. Bei *Hedera helix* ist im Staub offensichtlich ein großer Rußanteil vorhanden. Die untersuchten Pflanzen wurden von einer Straßenrandrabatte am Beginn einer Steigung entnommen, also dort, wo erfahrungsgemäß besonders von Lastkraftwagen ein besonders intensiver Rußausstoß erfolgt. Im Falle von *Fagus silvatica* ist der gewichtete, durchschnittliche Reflexionsgrad des Blattes mit dem hellen Naturstraßenstaub 74,4 % höher als beim gereinigten Blatt (Tabelle 6), während beim staubbedeckten Blatt von *Hedera helix* im Sichtbaren 29 % weniger reflektiert wird. Es kann also sicher nicht immer vorausgesagt werden, ob Staubauflagen im sichtbaren Bereich des Spektrums die Reflexion vermindern oder erhöhen. Die Farbe der Staubauflage und die Farbe der Blätter im gereinigten Zustand spielen dabei eine große Rolle.

Sicher wird jedoch in allen Fällen die Staubauflage zu einer Streuung des Licht einfalls in die Epidermis und die darunterliegenden Blattgewebe führen. Dies dürfte auch eine der Ursachen sein, daß im infraroten Bereich der Globalstrahlung die gewichteten, durchschnittlichen Reflexionsgrade für alle in Tabelle 6 zusammengefaßten Blattflächen reduziert sind. Dabei ergeben sich Werte von 5,5 % (*Fagus silvatica*) bis 60 % (*Hedera helix*). Es ist selbstverständlich, daß bei Staubbelägen je nach Stärke der Beläge Änderungen von kaum oder überhaupt nicht feststellbar bis zum Maximum bei einer dicken, die Blattepidermis lückenlos abdeckend, variieren können. Wie groß bei einer visuellen Auswahl von gleich verschmutzten Blättern vom gleichen Standort die spektralen Eigenschaften variieren können, zeigen ELLER und WILLI (1977) am Beispiel von *Hedera helix*. Für eine Beurteilung der Bedeutung von Staubbelägen für die spektralen Eigenschaften von Blättern kann nur versucht werden, auf Grund, der Veränderungen bei der stärksten am natürlichen Standort beobachtbaren Verschmutzung Hinweise auf mögliche Einflüsse auf die Blattertemperatur und die physiologischen Reaktionen der Pflanze zu ermitteln. In Straßennähe, wo offensichtlich durch den Fahrtwind der Fahrzeuge der Staub stark verwirbelt wird, sind Unterschiede im Staubbelag der Unter- oder Oberseite kaum festzustellen (ELLER und BRUNNER 1975). Der Staubbelag auf der Oberseite kann sogar infolge eines Reinigungseffektes durch die Niederschläge geringer sein als auf der Unterseite. ELLER (1974) zeigt aber daß selbst nach einer längeren Niederschlagsperiode mit häufigen Naßschneefällen auch die sehr glatten Oberflächen der Blätter von *Rhododendron catawbiense* nicht so gut gereinigt werden, daß keine nennenswerten Unterschiede im spektralen Verhalten gegenüber von sauber gereinigten Blättern festzustellen wären.

BERGMANN-LEHNERT (1962) stellte eine bis zu 50 % verminderte Lichtdurchlässigkeit bei zementstaubverschmutzten Efeublättern fest. Auch für die in Tabelle 6 zusammengefaßten Messungen gilt, daß Staubauflagen generell die Transmission her-

absetzen. Dabei spielen auch hier die Art und Mächtigkeit der Staubbefälle eine große Rolle. Die Lichtstreuung durch den Staubbefall und die damit verbundene größere Absorption dieser diffusen Strahlung in der Epidermis und den ersten Schichten der Blattgewebe sind sicher für die reduzierte Transmission mitverantwortlich. Auch bei den Transmissionswerten zeigt *Hedera helix* die größten Unterschiede zwischen staubverschmutztem und sauberem Blatt und dies sowohl für den sichtbaren Strahlungsbereich (staubverschmutzt -56.1%), als auch für die infrarote Globalstrahlung (verschmutzt -50.0%).

Die Absorption der Globalstrahlung im Bereich von 400–1350 nm Wellenlänge wird bei allen in Tabelle 6 zusammengestellten Untersuchungen beim staubverschmutzten Blatt gegenüber dem gereinigten vergrößert. Der ökologisch interessanteste Fall ist dabei der des von Naturstraßenstaub verschmutzten Blattes von *Fagus sylvatica*. Die hellbraune bis hellgraue Farbe des Naturstraßenstaubes reduziert einerseits die Absorption im Sichtbaren (-3.4%) infolge einer stark gesteigerten Reflexion, andererseits aber ist die Absorption im Infraroten zwischen 750 und 1350 nm Wellenlänge um $+147.8\%$ erhöht. Die Änderungen betragen, auf die einfallende Globalstrahlung bezogen, für den sichtbaren Bereich -2.8% und für das Infrarot $+10.8\%$. Für den Bereich von 400–1350 nm Wellenlänge resultiert daraus eine um 4.0% gesteigerte Absorption der staubverschmutzten Blattfläche, verglichen mit einer sauberen.

Bei den untersuchten Blättern von *Rhododendron catawbiense* (Tabelle 6) wird im Infrarot bis 1350 nm Wellenlänge 22.6% mehr Globalstrahlung durch die staubbedeckte Blattoberseite absorbiert als von der sauberen. Etwas weniger hoch ($+12.4\%$) ist die Zunahme bei der Blattunterseite. Bei der verschmutzten Blattoberseite von *Hedera helix* ist die Zunahme der Absorption der einfallenden Globalstrahlung im Infraroten mit 41.3% extrem hoch. Der gewichtete, durchschnittliche Absorptionsgrad im Bereich von 750–1350 nm Wellenlänge ist dabei beim verschmutzten Blatt rund 2.6mal größer als beim sauberen. Im sichtbaren Bereich von 400–750 nm Wellenlänge kann aber nur eine Zunahme des gewichteten Absorptionsgrades um 5.5% festgestellt werden. Gesamthaft, d. h. über den Bereich von 400–1350 nm Wellenlänge, ergibt sich aber immer noch eine erhöhte Absorption des verschmutzten Blattes ($+29.3\%$) gegenüber dem sauberen Blatt. In der Abb. 11 sind die spektralen Eigenschaften von *Hedera helix* mit und ohne Staub dargestellt. Es zeigt sich, daß die staubbedingten Veränderungen im Infrarot praktisch über den gesamten Bereich etwa in der gleichen Größenordnung liegen, während im sichtbaren Bereich der Globalstrahlung der Staubbefall besonders im Bereich der grünen Spektralfarbe wirksam ist. Im Absorptionsbereich der Blattpigmente erfolgt keine Zunahme der Absorption, was aber nicht heißt, daß nicht auch hier eine Beeinflussung stattfindet. Es ist gut möglich, daß beim staubbedeckten Blatt ein Teil der Strahlung vom Staub absorbiert wird, der sonst beim sauberen Blatt in das Blatt eindringt und dort durch die Pigmente absorbiert und entsprechend für die Photosynthese wirksam wird.

Abgesehen von der Frage, welche Größe die Verschmutzung haben muß, um eindeutig die Photosynthese durch eine Reduktion des Lichtgenusses der Pigmente zu reduzieren, stellt sich die Frage, welche Unterschiede zwischen der Strahlungsabsorp-

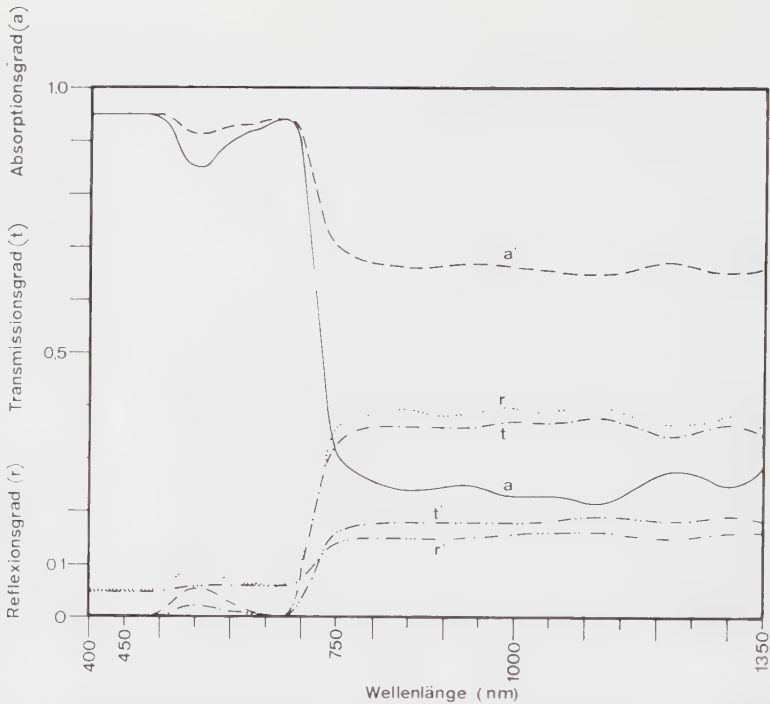


Abb. 11. Spektrale Eigenschaften der Blattoberseite von *Hedera helix* L. mit Straßendust (r' , t' , a') und von Staub gereinigt (r , t , a). (nach ELLER und WILLI 1977).

tion des sauberen Blattes und der eines staubbedeckten vorhanden sind. Es ist anzunehmen, daß der größere Teil der zusätzlich von der staubbedeckten Blattfläche absorbierten Strahlung durch den Staubbelaag absorbiert wird und nur ein kleiner Teil eventuell infolge der Streuung der einfallenden Strahlung am Staubbelaag zusätzlich im Blatt absorbiert wird. Die vom Staubbelaag absorbierte Strahlungsenergie wird diesen erwärmen. Weil die größeren Staubpartikel durch Blattbewegungen, Wind oder Niederschläge leicht entfernt werden können, ist der auf den Blattepidermen haftende Staubbelaag sehr feinkörnig, wie dies die Untersuchungen von CZAJA (1960) oder die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von RICKS und WILLIAMS (1974): ELLER und BRUNNER (1975): ELLER (1977) sowie die Abb. 4 zeigen. Die Erwärmung der nur wenige μm dicken Staubschicht wird sich über die Wärmeleitung auf die Cuticula und damit auf die Epidermis und das Blatt übertragen. Auch wenn man annähme, daß ein erheblicher Teil der zusätzlich vom Staub absorbierten Strahlung über den konvektiven Wärmeaustausch der Staubschicht zur Umgebungsluft abgeführt werden könnte, darf nicht unbeachtet werden, daß dann die direkte konvektive Kühlung der Epidermis entsprechend herabgesetzt würde. Daß bei staubbedeckten Blättern durch die vergrößerte Absorption der Globalstrahlung die Blätter stärker erwärmt werden, als dies bei einem sauberen Blatt der Fall ist, kann als gesichert gelten. beachtet werden muß jedoch, daß eine zusätzliche Erwärmung des Blattes dadurch hervorgerufen werden kann, daß durch verstopfte Stomata, wie sie RICKS und WIL-

LIAMS (1974) und ELLER und BRUNNER (1975) zeigten, die Transpiration und damit die Kühlung des Blattes durch die Transpiration herabgesetzt wird. ELLER und BRUNNER (1975) konnten an stark verschmutzten Blättern von *Rhododendron catawbiense* Verbrennungsschäden feststellen, die eindeutig als vom Staub verursacht angesehen werden müssen. An Hand vergleichender Messungen an verschmutzten und sorgfältig gereinigten Blättern konnte ELLER (1977) eine um 2 bis 4 °C höhere Übertemperatur des staubverschmutzten Blattes über die Lufttemperatur, im Vergleich mit der Übertemperatur des sorgfältig gereinigten Blattes, feststellen.

Es muß natürlich festgehalten werden, daß eine erhöhte Blattemperatur für die Pflanze nicht zwangsläufig negativ sein muß. Liegt die Blattemperatur des sauberen Blattes unter dem optimalen Bereich der Photosynthese, so kann sehr wohl durch die Staubverschmutzung, beziehungsweise durch die verursachte Temperaturerhöhung, die Nettphotosynthese gesteigert werden. Voraussetzung dafür ist allerdings, daß die Staubaufgabe den Lichtgenuß nicht herabsetzt und keine ins Gewicht fallende Reduktion des Gasaustausches durch verstopfte Stomata erfolgt. Nimmt man einen für die meisten Landpflanzen für die Nettphotosynthese günstigen Temperaturbereich von 15–25 °C (PISEK et al. 1969) an und berücksichtigt man, daß bei besonnten Pflanzen sehr bald Übertemperaturen von 5–10 °C erreicht werden (GATES und PAPIAN 1971), so kann bei Lufttemperaturen über 20 °C auf Grund der zu erwartenden Blattemperaturen die Nettphotosyntheseleistung bereits reduziert sein. Für Pflanzen, welche für höhere Temperaturen adaptiert sind, wird diese Temperaturgrenze etwas höher liegen. Hier ist zu beachten, daß auch die Lufttemperaturen an Standorten solcher für höhere Temperaturen adaptierter Pflanzen häufiger höher liegen, als sie an den Standorten der nicht für höhere Temperaturen adaptierten Pflanzen sind.

Liegt die Blattemperatur unter 20 °C kann angenommen werden, daß Temperaturerhöhungen eher eine Förderung der Photosynthese ergeben können, wie dies auch AUCLAIR (1977) postuliert. Bei Lufttemperaturen über 20 °C kann, über 25–30 °C wird sicher eine höhere Globalstrahlungsabsorption die Blattemperatur zusätzlich gegen für die Nettphotosynthese ungünstigeren Werte verschieben. Eine beim staubbedeckten Blatt gegenüber einem sauberen Blatt reduzierte Photosyntheseleistung ist zu erwarten.

Liegt der Lichtgenuß der Blätter unter der Lichtsättigung der Photosynthese, so ist unabhängig von der Blattemperatur eine zusätzliche Verminderung der Photosyntheserate durch Staubauflagen zu erwarten, da diese eine zusätzliche Schwächung des Strahlungseinfalls im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung erzeugen können. Dabei braucht, wie oben erwähnt, nicht zwangsläufig ein Unterschied in den Absorptionsspektren zwischen beschmutzten und sauberen Blättern feststellbar zu sein.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß Epidermisauflagen aus nicht toxisch wirkenden Stäuben die Tendenz haben, die Absorption der Globalstrahlung gegenüber dem sauberen Blatt zu erhöhen. Dabei erfolgt die Erhöhung in erster Linie im Bereich der Infrarotstrahlung, d. h. für Wellenlängen über 700 nm (Abb. 12). Von der

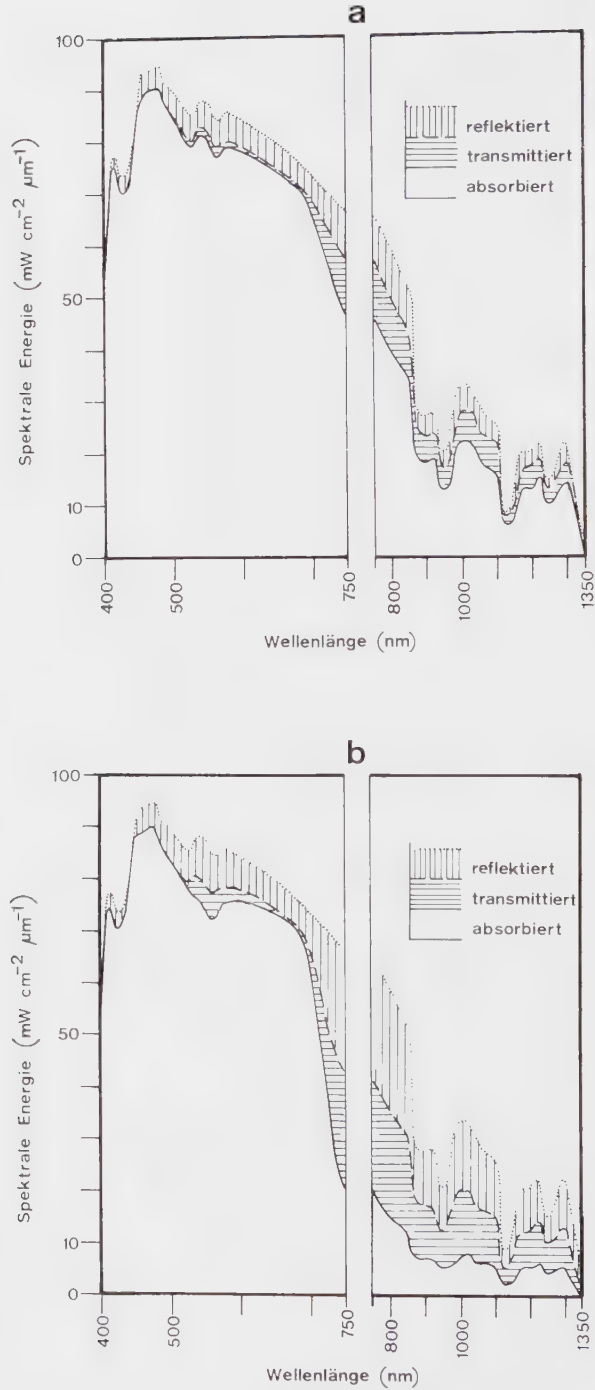


Abb. 12. Strahlungsströme auf der Blattoberseite von *Hedera helix* L. mit Straßenstaubbelag (a) und der gereinigten Blattoberseite (b). Einfallende Globalstrahlung = G_2 in Abb. 5.

photosynthetisch aktiven Strahlung von 400–750 nm Wellenlänge wird nicht in jedem Falle bei staubbedeckten Blättern mehr absorbiert, weil hier die Farbe des Staubes eine entscheidende Rolle spielt. Anzunehmen ist jedoch eine Verminderung des Lichtgenusses.

Bei Lufttemperaturen über 25 °C sind Reduktionen der Photosyntheseleistungen und bei noch höheren Temperaturen oder im Falle eines hohen Strahlungseinfalles oder gestörter Wasserversorgung sind Verbrennungsschäden an Blättern, bedingt durch die Staubaufgabe, möglich. Pflanzen, die großen Staubimmissionen ausgesetzt sind, etwa Pflanzen in Straßennähe oder Pflanzen in Verkehrsteilen, oder wenn Pflanzen bewußt als Staubschutzhecken oder Staubbarrieren verwendet werden (KELLER 1971, 1974; DAESSLER 1976), spielt ihre Fähigkeit, den staubbedingten, zusätzlichen Hitzestreß auszuhalten zu können, eine große Rolle. Dabei ist zu beachten, daß sich Staub auch auf senkrecht exponierten Blättern absetzen kann (KELLER 1971). Berücksichtigt man noch, daß im Stadtgebiet die Wasserversorgung von Bäumen oder Rabattenbepflanzungen oft stark gestört ist und die Gebäude oft erhebliche thermische Strahlung abgeben (BERNATZKY 1974), also die Lufttemperatur sehr bald über einen kritischen Punkt erhöht wird, so muß der Schädigung von urbanen Pflanzungen durch Staub über Änderungen des Energiehaushaltes ebensoviel Beachtung geschenkt werden, wie der Wirkung gasförmiger Luftverunreinigungen oder der Wirkung der Streusalze im Winter.

Das unterschiedliche strahlungsökologische Verhalten biologischer und immissionsbedingter Epidermisauflagen

Aus den Zusammenstellungen und Vergleichen der vorangehenden Ausführungen ergibt sich, daß je nach Art der Epidermisaufgabe die Absorption der Globalstrahlung im Wellenlängenbereich von 400–1350 nm vermindert oder vergrößert wird. Bezeichnet man den spektralen Absorptionsgrad des Blattes ohne Epidermisaufgabe mit $a^-(\lambda)$ und den entsprechenden Wert mit Epidermisaufgabe mit $a^+(\lambda)$, so können die in den Spektralbereichen von 400–750 nm (= VIS) und 750–1350 nm (= IR1) Wellenlänge (λ) absorbierten Energien mit Hilfe der spektralen Intensität $I(\lambda)$ der Globalstrahlung nach den Gleichungen

$$G_{VIS}^+ = \int_{\lambda=400\text{ nm}}^{\lambda=750\text{ nm}} a^+(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (13)$$

$$G_{VIS}^- = \int_{\lambda=400\text{ nm}}^{\lambda=750\text{ nm}} a^-(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (14)$$

$$G_{IR1}^+ = \int_{\lambda=750\text{ nm}}^{\lambda=1350\text{ nm}} a^+(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (15)$$

$$G_{IR1}^- = \int_{\lambda=750\text{ nm}}^{\lambda=1350\text{ nm}} a^-(\lambda) \cdot I(\lambda) \cdot d\lambda \quad (16)$$

berechnet werden.

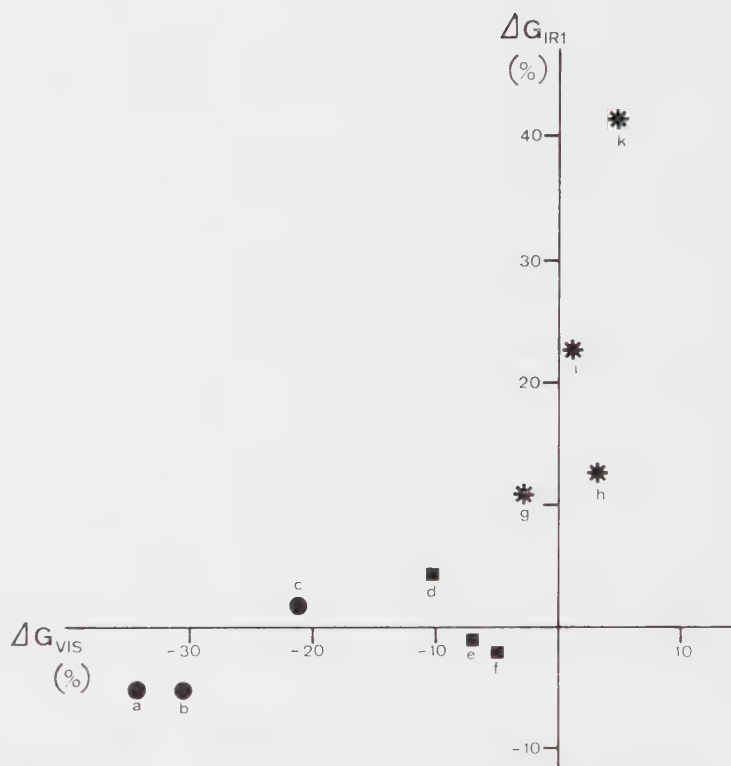


Abb. 13. Prozentuale Änderung der Globalstrahlungsabsorption (ΔG) durch Epidermisauflagen in den Bereichen 400–750 nm (VIS) und 750–1350 nm (IR1) Wellenlänge.

- Wachsbüte: a) *Kalanchoe pumila* Baker, Blattunterseite
 b) *Kalanchoe pumila* Baker, Blattoberseite
 c) *Cotyledon orbiculata* L.
- Epidermishaare: d) *Tilia tomentosa* Hybr., Blattunterseite
 e) *Tussilago farfara* L., junges Blatt, Oberseite
 f) *Tussilago farfara* L., adultes Blatt, Unterseite
- Straßenstaub: g) *Fagus silvatica* L.
 h) *Rhododendron catawbiense* Michx., Blattunterseite
 i) *Rhododendron catawbiense* Michx., Blattoberseite
 k) *Hedera helix* L.

(Berechnet nach Daten von SINCLAIR und THOMAS (1970); ELLER (1977, 1977c); ELLER und WILLI (1977, 1977a, 1977b)).

Aus diesen Werten können für diese beiden Strahlungsbereiche, die durch die Epidermisauflagen bedingten prozentualen Änderungen ΔG_{VIS} , beziehungsweise ΔG_{IR1} der Absorptionen bezogen auf die einfallende Globalstrahlung (G_{VIS} , G_{IR1}) nach Gleichung (6) nach den Beziehungen

$$G_{VIS} = (G_{VIS}^{+} - G_{VIS}^{-}) \cdot 100 / G_{VIS} \quad \% \quad (17)$$

$$G_{IR1} = (G_{IR1}^{+} - G_{IR1}^{-}) \cdot 100 / G_{IR1} \quad \% \quad (18)$$

berechnet werden. Für die in den vorausgehenden Kapiteln ausführlich behandelten Fälle von Blättern mit und ohne Epidermisauflagen ergeben sich aus den Gleichungen (17) und (18) die in Abb. 13 dargestellten Verhältnisse. Die unterschiedlichen Veränderungen im Absorptionsverhalten von Blättern mit biogenen Epidermisauflagen (Epidermishaare, Wachsblüte) und von solchen mit immissionsbedingten Staubauflagen sind evident und können unter Berücksichtigung der Ausführungen in den vorausgehenden Kapiteln wie folgt charakterisiert werden.

Biogene Epidermisauflagen (Epidermishaare, Wachsblüte)

Sie reduzieren die Absorption der Globalstrahlung im Bereich von 400–1350 nm Wellenlänge. Die Absorption wird in erster Linie im sichtbaren Bereich der Globalstrahlung (400–750 nm Wellenlänge) reduziert. Diese Reduktion in der Absorption geht mit einer entsprechenden Erhöhung der Reflexion im sichtbaren Bereich parallel. Diese Reflexion von Strahlung im Bereich der photosynthetisch aktiven Globalstrahlungsanteile trägt zur Aufhellung von Blattschatten und zur Erhöhung des Lichtgenusses von Blättern im Kroneninnern oder in tieferliegenden Blattschichten bei. Die reduzierte Absorption der Globalstrahlung kann zu einer weniger hohen Übertemperatur des Blattes gegenüber der Lufttemperatur führen. Biogene Epidermisauflagen beeinflussen die Absorption im infraroten Bereich der Globalstrahlung (750–1350 nm Wellenlänge) nur gering.

Immissionsbedingte Epidermisauflagen (Stäube)

Das System Blatt-Staub zeigt gegenüber dem sauberen Blatt generell eine höhere Absorption der Globalstrahlung für Wellenlängen von 400–1350 nm. Die Absorption wird dabei in erster Linie im infraroten Bereich (750–1350 nm Wellenlänge) vergrößert. Im sichtbaren Bereich von 400–750 nm Wellenlänge werden die spektralen Eigenschaften des Blattes je nach der Farbe der Staubauflage unterschiedlich beeinflusst. Die durch das System Blatt-Staub zusätzlich absorbierte Globalstrahlungsenergie führt zu einer zusätzlichen Erwärmung dieses Systems und damit zwangsläufig des Blattes. Bei Lufttemperaturen über 20 °C kann die Photosynthese herabgesetzt werden. Bei tieferen Lufttemperaturen ist eine Förderung der Photosynthese nicht auszuschließen.

Zusammenfassung

Der Begriff der Epidermisauflage wird definiert und ihre 3 wichtigsten Erscheinungsformen, Epidermishaare, Wachsblüte der Cuticula und immissionsbedingte Staubauflage, werden in ihrer Bedeutung für die Ökophysiologie des Blattes umrissen. Die Einflüsse der Epidermisauflagen auf die spektralen Eigenschaften der Blätter, insbesondere der Reflexion und der Absorption, werden an Hand der bis heute verfügbaren Daten aus der Literatur und durch zusätzliche Analysen untersucht. Im Vordergrund steht dabei der Wellenlängenbereich der Globalstrahlung zwischen 400 und 1350 nm. Es wird zwischen dem Verhalten der Epidermisauflagen im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung (400–750 nm Wellenlänge) und im Bereich der Infrarotstrahlung (750–1350 nm Wellenlänge) unterschieden. Vergleiche der spektralen Eigenschaften der Blätter mit und ohne Epidermis-

auflagen werden ergänzt durch Vergleiche der gewichteten, durchschnittlichen spektralen Eigenschaften. Diese werden für eine bestimmte spektrale Verteilung der Intensität der Globalstrahlung für die unterschiedenen 2 Spektralbereiche berechnet.

Epidermishaare und Wachsblüte reduzieren die Menge der absorbierten Globalstrahlung in erster Linie durch eine stark erhöhte Reflexion im sichtbaren Strahlungsbereich (400–750 nm Wellenlänge). Im infraroten Bereich zwischen 750 und 1350 nm Wellenlänge beeinflussen Epidermishaare oder Wachsblüte die Absorptionseigenschaften der Blätter nur gering. Die verminderte Absorption von Energie aus der Globalstrahlung reduziert die Wärmelast des Blattes und weniger hohe Übertemperaturen des Blattes gegenüber der Temperatur der Umgebungsluft sind die Folge davon. Das von den Epidermishaaren oder der Wachsblüte diffus reflektierte Licht trägt zur Aufhellung der Blattschatten bei und kann bei Blättern mit einem unter der Lichtsättigung liegenden Strahlungsgenuß zu einer Steigerung der Photosyntheseleistung beitragen.

Staubförmige Epidermisaufgaben, insbesondere wenn sie eine dunkle Farbe haben, führen zu einer wesentlich erhöhten Absorption der Globalstrahlung durch das System Blatt-Staubbelag gegenüber dem sauberen Blatt. Die Zunahme der Absorption erfolgt dabei in erster Linie im Infrarotbereich der Globalstrahlung und führt zu einer Erhöhung der Wärmelast des Blattes. Erhöhte Übertemperaturen des Blattes gegenüber der Temperatur der Umgebungsluft sind eine Folge davon.

Literatur

- AUCLAIR, D.: Effets des poussières sur la photosynthèse. I. Effets des poussières de ciment et de charbon sur la photosynthèse de l'épicea. Ann. Sci. forest. **33**, 247–255 (1976).
- Effets des poussières sur la photosynthèse. II. Influence des polluants particuliers sur la photosynthèse du pin sylvestre et du peuplier. Ann. Sci. forest. **34**, 47–57 (1977).
- BARTH, H.: Spektrale Reflexion und Remission an Blättern und blattähnlichen Organen. Planta **49**, 103–134 (1957).
- BAUMERT, K.: Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Beitr. Biol. Pfl. **9**, 83–162 (1909).
- BENFORD, F., LLOYD, G. P., und SCHWARZ, S.: Coefficients of reflection of Magnesium oxide and Magnesium carbonate. J. Opt. Soc. Am. **38**, 445–447 (1948).
- BERGMANN-LEHNERT, N.: Methoden zum Nachweis von Verschmutzungen von Blattflächen. Wiss. Z. TU Dresden **11**, 571–574 (1962).
- BERNATZKY, A.: Bäume in der Stadt. Garten und Landschaft **10**, 543–546 (1974).
- BILLINGS, W. D., und MORRIS, R. J.: Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. Am. J. Bot. **38**, 327–331 (1951).
- BIRKEBAK, ROLAND, und BIRKEBAK, RICHARD: Solar radiation characteristics of tree leaves. Ecology **45**, 646–649 (1964).
- BROWN, H., und WILSON, W. E.: On the thermal emissivity of a green leaf in still and moving air. Proc. Roy. Soc. B **76**, 122–137 (1905).
- BRUNNER, U., und ELLER, B. M.: Spectral properties of juvenile and adult leaves of *Piper betle* L. and their ecological significance. Physiol. Plant. **41**, 22–24 (1977).
- CAMERON, R. J.: Light intensity and the growth of *Eucalyptus* seedlings. II. The effect of cuticular waxes on light absorption in leaves of *Eucalyptus* species. Aust. J. Bot. **18**, 275–284 (1970).
- COBLENTZ, W. W.: The diffuse reflection power of various substances. Bull. Bur. Standards **9**, 283 to 325 (1912).
- COOPER, W. S.: The broad-sclerophyll vegetation of California. Washington 1922.
- CZAYA, A. T.: Die Wirkung von verstäubtem Kalk und Zement auf Pflanzen. Qual. Plant. Mat. Veg. **7**, 184–212 (1960).
- Über das Problem der Zementstaubwirkung auf Pflanzen. Staub **22**, 228–232 (1962).
- DAEßLER, H.-G.: Einfluß von Luftverunreinigungen auf Pflanzen. Jena 1976.

- EHLERINGER, J., BJOERKMAN, O., und MOONEY, H. A.: Leaf pubescence: Effect on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science* **192**, 376—377 (1976).
- ELLER, B. M.: Energiebilanz und Blattertemperatur. Zürich 1971.
- Messung spektraler Eigenschaften von Blättern im Felde. *Verh. Schweiz. Natf. Ges.* **152**, 142—145 (1972).
 - Straßenstaub heizt Pflanzen auf. *Umschau* **74** (9), 283—284 (1974).
 - Die optischen Eigenschaften der Blätter von *Rhododendron ferrugineum* L. und *Alnus viridis* (Chaix) DC. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **85**, 25—30 (1975).
 - Road dust induced increase of leaf temperature. *Environ. Pollut.* **13**, 99—107 (1977).
 - Beeinflussung der Energiebilanz von Blättern durch Straßenstaub. *Angew. Bot.* **51**, 9—15 (1977a).
 - Leaf pubescence: The significance of lower surface hairs for the spectral properties of the upper surface. *J. exp. Bot.* **28**, 1054—1059 (1977b).
 - und BRUNNER, U.: Der Einfluß von Straßenstaub auf die Strahlungsabsorption durch Blätter. *Arch. Met. Geophys. Biokl. Ser. B* **23**, 137—146 (1975).
 - und WILLI, P.: Globalstrahlungsabsorption von *Hedera helix* L. unter Straßenstaubimmissionen. *Gartenbauwiss.* **42**, 49—53 (1977).
 - — Die Bedeutung der Wachsausblühungen auf Blättern von *Kalanchoe pumila* Baker für die Absorption der Globalstrahlung. *Flora* **166**, 461—474 (1977a).
 - — The significance of leaf pubescence for the absorption of global radiation by *Tussilago farfara* L. *Oecologia* **29**, 179—187 (1977b).
- EVELING, D. M.: Physical effects of particulate sprays on leaf physiology. Ph. D. Thesis, University of London 1967.
- FREY-WISSLING, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin 1935.
- GAASTRA, P.: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Lanbouwhoghschool Wageningen* **59**, 1—68 (1959).
- GATES, D. M.: Energy exchange in the biosphere. New York 1962.
- Spectral distribution of solar radiation at the earth's surface. *Science* **151**, 523—529 (1966).
 - and PAPIAN, L. E.: Atlas of energy budgets of plant leaves. London 1971.
 - SCHLETER, J. C., and WEIDNER, V. R.: Spectral properties of plants. *Appl. Opt.* **4**, 11—20 (1965).
 - and TANTRAPORN, W.: The reflectivity of deciduous trees and herbaceous plants in the infrared to 25 microns. *Science* **115**, 613—616 (1952).
- GAUSMAN, H. W., and CARDENAS, R.: Effect of leaf pubescence on light reflectance. *Bot. Gaz.* **130**, 158—162 (1969).
- GREGORY, P. H.: The leaf as a spore trap. In: T. F. PREECE and C. H. DICKINSON (ed.): Ecology of leaf surface micro-organisms. London 1971.
- GUDERIAN, R., KRAUSE, G. H. M., und KAISER, H.: Untersuchungen zur Kombinationswirkung von Schwefeldioxid und schwermetallhaltigen Stäuben auf Pflanzen. *Schrift. Landesanst. f. Immissionssch. Nordrhein-Westfalen* **40**, 23—30 (1977).
- HABERLANDT, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896.
- HASELHOFF, E., und LINDAU, G.: Die Beschädigung der Vegetation durch Rauch. Leipzig 1903.
- BREDEMANN, G., und HASELHOFF, W.: Entstehung, Erkennung und Beurteilung von Rauchschäden. Berlin 1932.
- HEATHER, W. A.: Susceptibility of the juvenile leaves of *Eucalyptus bicostata* Maiden et al. to infection by *Phaeoseptoria eucalypti* (Hansf.) Walker. *Aust. J. biol. Sci.* **20**, 769—775 (1967).
- Leaf characteristics of *Eucalyptus bicostata* Maiden et al. seedlings affecting the deposition and germination of spores of *Phaeoseptoria eucalypti* (Hansf.) Walker. *Aust. J. biol. Sci.* **20**, 1155 to 1160 (1967a).
- HOFMANN, E., und WOLF, L.: Über den Einfluß von Steinkohlenflugasche auf Boden und Pflanzenwachstum. *Z. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenk.* **82**, 146—151 (1958).
- HOWARD, J. A.: Spectral energy relations of isobilateral leaves. *Aust. J. biol. Sci.* **19**, 757—766 (1966).

- IDSO, S. B., BAKER, D. G., and GATES, D. M.: The energy environment of plants. *Adv. Agron.* **18**, 171—218 (1966).
- JACKSON, R. D., EHRLER, W. L., and MITCHELL, S. T.: A method for determination of infrared emittance of leaves. *Ecology* **50**, 899—902 (1969).
- JACQUEZ, J. A., and KUPPENHEIM, H. F.: Theory of the integrating sphere. *J. Opt. Soc. Am.* **45**, 460 to 470 (1955).
- JOHNSON, H. B.: Plant pubescence: An ecological perspective. *Bot. Rev.* **41**, 233—258 (1975).
- KAUSSMANN, B.: Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpflanzen. Jena 1963.
- KELLER, R.: Über Erscheinungen des normalen Haarverlustes an Vegetationsorganen der Gefäßpflanzen. *Nova Acta Caes. Leop. Nat.* **55**, 307—360 (1890).
- KELLER, T.: Wälder, Parkbäume und Luftverunreinigungen. Schweiz. Gemeinde **8** (32), (1971).
- Über die Filterwirkung von Hecken für verkehrsbedingte staubförmige Luftverunreinigungen, insbesondere Bleiverbindungen. *Schweiz. Z. Forstw.* **125**, 719—735 (1974).
- KLESHNIN, A. F., and SHULGIN, I. A.: The optical properties of plant leaves. *Dokl. Bot. Sci. Sect.* **125**, 108—110 (1959).
- KOZLOWSKI, T. T.: Water deficits and plant growth. I. Development, control, and measurement. New York 1968.
- LANGE, O. L.: Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannen-Pflanzen. *Flora* **147**, 595—651 (1959).
- LARCHER, W.: Ökologie der Pflanzen. Stuttgart 1973.
- LINSBAUER, K.: Die Epidermis. In: K. LINSBAUER (ed.): Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. IV, Abt. 2, 2. Teil: Histologie. Berlin 1930.
- MARTIN, J. T., and JUNIPER, B. E.: The cuticles of plants. Edinburgh 1970.
- MIDDLETON, W. E. K., and SANDERS, C. L.: The absolute spectral diffuse reflectance of Magnesium oxide. *J. Opt. Soc. Am.* **41**, 419—424 (1951).
- MOSER, W.: Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station „Hoher Nebelkogel“ (3184 m). In: H. ELLENBERG (ed.): Ökosystemforschung. Berlin 1973.
- MOON, P.: Proposed standard solar-radiation curves for engineering use. *J. Franklin Inst.* **230**, 583 to 617 (1940).
- MOSS, R. A., and LOOMIS, W. E.: Absorption spectra of leaves. I. The visible spectra. *Plant Physiol.* **27**, 370—391 (1952).
- NETOLITZKY, F.: Die Pflanzenhaare. In: K. LINSBAUER (ed.): Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. IV, Abt. 2, 2. Teil: Hautgewebe. Berlin 1932.
- NICOLET, M.: Sur la détermination du flux énergétique du rayonnement extraterrestre du soleil. *Arch. Met. Geophys. Biokl. Ser. B* **3**, 209—219 (1951).
- PALMER, J. W.: Light transmittance by apple leaves and canopies. *J. app. Ecol.* **14**, 505—513 (1977).
- PEARMAN, G. I.: The reflection of visible radiation from leaves of some Western Australian species. *Aust. J. biol. Sci.* **19**, 97—103 (1966).
- PELZ, E.: Die phytotoxische Wirkung von Staubemissionen und Maßnahmen zu ihrer Verhütung. *Die Technik* **15**, 549—555 (1960).
- PISEK, A., LARCHER, W., MOSER, W., und PACKE, I.: Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III, Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Nettophotosynthese. *Flora* **158**, 608—630 (1969).
- RABIDEAU, G. S., FRENCH, C. S., and HOLT, A. S.: The absorption and reflection spectra of leaves, chloroplast suspensions, and chloroplast fragments as measured in a Ulbricht sphere. *Am. J. Bot.* **33**, 769—777 (1946).
- RASCHE, K.: Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. *Planta* **48**, 200—238 (1956).

- REINKE, J.: Die optischen Eigenschaften der grünen Gewebe und ihre Beziehungen zur Assimilation des Kohlenstoffes. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **1**, 395—425 (1883).
- RENNER, O.: Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora **99**, 127—155 (1909).
- RICKS, G. R., and WILLIAMS, R. J. H.: Effects of atmospheric pollution on deciduous woodland. Part 2. Effect of particulate matter upon stomatal diffusion resistance in leaves of *Quercus petraea* (Mattuschka) Leibl. Environ. Pollut. **6**, 87—109 (1974).
- SANDERS, C. L., and MIDDLETON, E. E. K.: The absolute spectral diffuse reflectance of Magnesium oxide in the near infrared. J. Opt. Soc. Am. **43**, 58 (1953).
- SAUBERER, F.: Zur Kenntnis der Strahlungsverhältnisse in Pflanzenbeständen. Biokl. Beibl. Meteorol. **4**, 145—155 (1937).
- Über die Strahlungseigenschaften der Pflanzen im Infrarot. Wetter und Leben **1**, 231—234 (1948).
- SAYRE, J. D.: The relation of hairy leaf coverings to the resistance of leaves to transpiration. Ohio J. Sci. **20**, 55—75 (1920).
- SCHANDLER, H., und KAEMPFFERT, W.: Über die Strahlungsdurchlässigkeit von Blättern und Blattgeweben. Planta **18**, 700—750 (1933).
- SCHIEFERSTEIN, R. H., and LOOMIS, W. E.: Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. Am. J. Bot. **46**, 625—635 (1959).
- SCHULZE, E.-D.: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora **159**, 177—232 (1970).
- LANGE, O. L., und KOCH, W.: Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen der Negev-Wüste. II. Die Wirkung der Außenfaktoren auf CO₂-Gaswechsel und Transpiration am Ende der Trockenzeit. Öcologia **8**, 334—355 (1972).
- SCHULZE, R.: Strahlenklima der Erde. Darmstadt 1970.
- SCHWARZ, K., KRIEB, K., MANDEL, G., MIRISCH, G., NOSS, P., STRATMANN, H., WIESENACK, G., ZOBEL, R., BACHMAIR, A., und TROESTER, K.: Luftverunreinigungen durch Rauchgase aus Dampfkesselanlagen. Mitt. Ver. Großkesselbes. 34/35 (1955).
- SEYBOLD, A.: Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. Planta **16**, 195—226 (1932).
- Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter II. Planta **18**, 479—508 (1933).
- Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter III. Planta **20**, 577—601 (1933a).
- Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter IV. Planta **21**, 251—265 (1933b).
- SHULGIN, I. A., KHAZANOV, V. S., and KLESHNIN, A. F.: On the reflection of light as related to leaf structure. Dokl. Bot. Sci. Sect. **134**, 197—199 (1960a).
- KLESHNIN, A. F., and PODOLNY, V. Z.: Optical properties of plant leaves in the ultraviolet region. Plant Physiol. (Washington) **7**, 116—118 (1960).
- — and VERBOLOVA, M. I.: A photoelectric method for determining the optical properties of plant leaves. Plant Physiol. (Washington) **7**, 480—486 (1958).
- — — and PODOLNY, V. Z.: An investigation of the optical properties of leaves of woody plants using the SF-4 spectrophotometer. Plant Physiol. (Washington) **7**, 247—252 (1960b).
- SHULL, CH.: A spectrophotometric study of reflection of light from leaf surfaces. Bot. Gaz. **87**, 583 to 607 (1929).
- SINCLAIR, R., and THOMAS, D. A.: Optical properties of leaves of some species in arid South Australia. Aust. J. Bot. **18**, 261—273 (1970).
- SLATYER, R. O.: Plant-water relationships. London 1967.
- TELLEX, P. A., and WALDRON, J. R.: Reflectance of Magnesium oxide. J. Opt. Soc. Am. **45**, 19—22 (1955).
- VOLKENS, G.: Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.
- WATSON, A. N.: Preliminary study of the relation between thermal emissivity and plant temperatures. Ohio J. Sci. **33**, 435—450 (1933).
- WILLSTAETTER, R., und STOLL, A.: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.

- WOLPERT, A.: Heat transfer analysis of factors affecting plant leaf temperature. Significance of leaf hair. *Plant Physiol.* **37**, 113—120 (1962).
- WONG, G. K., and BLEVIN, W. R.: Infrared reflectance of plant leaves. *Aust. J. biol. Sci.* **20**, 501—508 (1967).
- WOOLLEY, J. T.: Reflectance and Transmittance of light by leaves. *Plant Physiol.* **47**, 656—662 (1971).
- WUENSCHER, J. E.: The effect of leaf hairs of *Verbascum thapsus* on leaf energy exchange. *New Phytol.* **69**, 65—73 (1970).

Eingegangen 20. Juli 1978.

Anschrift des Verfassers: Dozent Dr. B. M. ELLER, Institut für Pflanzenbiologie — Physiologie der Universität Zürich, Zollikerstraße 107, CH - 8008 Zürich, Schweiz.